

**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS**

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**E.A.P DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Diferenciación morfológica de las especies de “Churo”  
(Mollusca, Caeno Gastropoda: Pomacea spp.)  
comercializadas en Iquitos**

**Tesis**

**Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología**

**AUTOR**

**André Arturo Ampuero León**

**ASESOR**

**Dra. Rina Lastenia Ramirez Mesías**

**Lima – Perú**

**2013**

La vida no es la que uno vivió, sino la que uno recuerda y cómo la recuerda para contarla.

**Gabriel García Márquez**

## Agradecimientos

Mi total gratitud a Ana y Arturo, que me enseñaron muchas cosas durante mi vida y me hicieron la persona que soy. También a Ángela y Avelina, que me apoyaron y me apoyan siempre. A Doggie y Mathias, que siempre me sacan más de una sonrisa.

A la Dra. Rina, cuyos conocimientos y experiencia me transmitió durante la estancia en el Departamento de Malacología, y los cuales pudieron guiarme en el presente trabajo. A mis compañeros del Museo, Dominique, Víctor y Pedro, los cuales me dieron su apoyo en todo momento, y que gracias a ellos pude dilucidar gran parte del trabajo. A mis compañeros de la universidad, Klauss, Diego, Dennis y Andrés. A Alfredo, Peter Hocking y José Purisaca, por los especímenes brindados. A José, por su apoyo en los análisis de morfometría geométrica. A Kember Mejía y Gabriela del Águila por el apoyo durante la estancia en la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana.

Un agradecimiento especial al Vicerrectorado de Investigación por su apoyo con el Proyecto CON-CON 111001241 "Diversidad morfológica y molecular de *Megalobulimus popelairianus* "congompe", el caracol terrestre más grande de América" y por el Fondo de Promoción de Tesis 121001057 "Diferenciación Morfológica de las Especies de "churo" (Mollusca, Caenogastropoda: *Pomacea* spp.) comercializadas en Iquitos" que fueron imprescindibles para las colectas de mi tesis.

A mis tíos Roberto y Clara, que me brindaron estancia durante las colectas, a la vez que me asistieron en ellas. A Cinthya, Weninger y Emilio. A mis tíos Alcibíades y Adriana, por el apoyo que siempre me brindan en todo momento.

A Jonathan Ablett, Adam Baldinger, Christine Zorn, Yves Finet, Jean Mariaux, Jochen Gerber, Ronald Janssen, Enrico Schwabe, Alejandro Tablado, y Kenneth Hayes por el

apoyo con las fotografías de material proveniente de museos. A Elizabeth Andrews, Winston Ponder, Sergio Miquel, Hiroshi Fukuda, Pablo Martín, Bernhard Hausdorf, Silvana Thiengo y Carlos Congrains por el suministro de la bibliografía usada. Al Dr. Gerardo Lamas por sus opiniones del trabajo.

Muchas gracias a las personas como el Dr. Carlos Paredes y el Dr. Mario Peña, que ayudaron a introducirme en el mundo de los moluscos y descubrir cuan maravillosos e interesantes son estos animales.



## Abreviaturas

Aa:	Aorta anterior
AEsf:	Arteria esofágica
Amp:	Ampolla
An:	Ano
Ap:	Aorta posterior
Au:	Aurícula
B:	Boca
Bb:	Bulbo bucal
Best:	Bolsas estomacales
BM:	Borde manto
Bp:	Base del pene
BPe:	Bolsa penial
Bu:	Buche
CaRn:	Cámara anterior del riñón
CBVp:	Conexión entre la vaina y el saco penial
CCRn:	Conexión entre la cámara anterior y posterior del riñón
CdB:	Cámara dorsal de la masa bucal
CdEst:	Cámara dorsal del estómago
CdGl:	Canal del ducto de la glándula digestiva
Cf:	Región cefálica
Cl:	Ciegos intestinales
Cm:	Músculo columelar
CO:	Cartílago del odontóforo
Ct:	Ctenidio
CUr:	Canal urinario
CvEst:	Cámara ventral del estómago
Dc:	Diente central radular
DGl:	Ducto de la glándula digestiva
DGs:	Ducto de la glándula salival
DI:	Diente lateral radular
Dm1:	Diente marginal interno radular
Dm2:	Diente marginal externo radular
DvEsf:	Divertículos esofágicos
EpMb:	Epitelio mandibular
Esf:	Esófago
Esp:	Espermiducto
Est:	Estómago
Gab:	Ganglio bucal
Gb:	Glándula basal
GIAlb:	Glándula de la albúmina
Gláp:	Glándula apical
GICp:	Glándula de la cápsula
GIDg:	Glándula digestiva
Glm:	Glándula media
GISv:	Glándulas salivales

Gn: Gónada  
 Gnd: Gonoducto  
 In: Intestino  
 LdRn: Lóbulo dorsal del riñón  
 Ld: Lóbulo nugal derecho  
 Li: Lóbulo nugal izquierdo (sifón)  
 MC: Músculo columelar  
 m\_: Músculos del bulbo bucal  
   m1: dilator circundante bucal  
   m1a: protractor predorsolateral  
   m1b: protractor postdorsolateral  
   m1c: protractor predorsal  
   m1d: protractor postdorsal  
   m1e: protractor mediodorsal  
   m2: aductor mandibular  
   m3: yugal posterior  
   m4: tensor supralateral de la rádula  
   m5: protractor infraventral del odontóforo  
   m6: tensor infraventral del cartílago  
   m7: suspensor inferior  
   m9: tensor dorsales medio  
   m10: protractor postventral  
   m11: tensor de la membrana subradular  
   m12: tensor lateral  
   m14: flexor del cartílago  
   ma: abductor bucal  
   mc: esfínter bucal  
   mj: yugal anteriores  
 Ms: Membrana subradular  
 MV: Muesca de la vaina  
 Ne: Neumostoma  
 Om: Omatidio  
 Op: Opérculo  
 Os: Órgano subradular  
 Osf: Osfradio  
 Ovv: Oviducto visceral  
 Ovp: Oviducto paleal  
 P: Pie  
 Pe: Pene  
 Per: Pericardio  
 PeS: Saco del pene  
 Pf: Poro femenino  
 PGI: Pliegue de las glándulas pedales  
 Pl: Palpos labiales  
 PIEsf: Pliegues esofágicos  
 Prb: Probóscide  
 Prt: Próstata  
 Ps: Suela del pie

Rct: Recto  
Rs: Saco radular  
Rdn: Núcleo radular  
Rn: Riñón  
Rsm: Receptáculo seminal  
Sfn: Esfínter  
Sin: Surco Intestinal  
Spl: Saco pulmonar  
SptE: Septo del estómago  
SSt: Saco del estilo  
SV: Surco de la vaina penial  
T1: Tiflosol mayor  
T2: Tiflosol menor  
Tc: Tentáculos cefálicos  
Ts: Testículo  
TrA: Tronco arterioso  
Va: Vaso aferente ctenidial  
Vct: Vena ctenidial  
Vg: Vagina  
VIn: Vueltas intestinales  
Vn: Ventrículo  
VPe: Vaina penial  
Vs: Vaso sanguíneo  
VSe: Vesícula seminal

## Índice General

1. Introducción	1
2. Marco Teórico	4
2.1 Estudios en morfología interna en Caenogastropoda	4
2.2 Estudios en morfología de la concha de <i>Pomacea</i>	4
2.3 Estudios en morfología interna de <i>Pomacea</i>	5
2.4 Estudios en Perú	6
2.5 Importancia	7
3. Hipótesis	8
3.1 Hipótesis nula	8
3.2 Hipótesis alternativa	8
4. Objetivos	9
4.1 Objetivo general	9
4.2 Objetivos específicos	9
5. Materiales y Métodos	10
5.1 Área de estudio	10
5.2 Tratamiento del material biológico	14
5.3 Determinación del material biológico	14
5.4 Análisis de anatomía interna	17
5.5 Manejo de datos	24
5.6 Morfometría multivariada	24
5.7 Morfometría geométrica	25
5.8 Análisis de las distribuciones geográficas	26
6. Resultados	28
6.1 Redesccripción de las especies	31
6.1.1 <i>Pomacea guyanensis</i> (Lamarck, 1822)	31
6.1.1.1 Concha	31
6.1.1.2 Opérculo	32
6.1.1.3 Pie	32

6.1.1.4	Cavidad paleal	33
6.1.1.5	Sistemas circulatorio y excretor	35
6.1.1.6	Sistema digestivo	37
6.1.1.7	Sistema reproductor	48
6.1.2	<i>Pomacea aff. amazonica</i> (Reeve, 1856)	54
6.1.2.1	Concha	54
6.1.2.2	Opérculo	55
6.1.2.3	Pie	55
6.1.2.4	Cavidad paleal	56
6.1.2.5	Sistemas circulatorio y excretor	56
6.1.2.6	Sistema digestivo	56
6.1.2.7	Sistema reproductor	59
6.1.3	<i>Pomacea aulanieri</i> (Deville & Huppé, 1850)	62
6.1.3.1	Concha	62
6.1.3.2	Opérculo	63
6.1.3.3	Pie	63
6.1.3.4	Cavidad paleal	63
6.1.3.5	Sistemas circulatorio y excretor	63
6.1.3.6	Sistema digestivo	64
6.1.3.7	Sistema reproductor	66
6.1.4	<i>Pomacea</i> sp.	68
6.1.4.1	Concha	68
6.1.4.2	Opérculo	68
6.1.4.3	Pie	69
6.1.4.4	Cavidad Paleal	69
6.1.4.5	Sistemas circulatorio y excretor	69
6.1.4.6	Sistema digestivo	69
6.1.4.7	Sistema reproductor	75
6.2	Análisis Multivariados	77
6.2.1	Análisis de Componentes Principales	77
6.2.2	Análisis de Funciones Discriminantes Canónica	79
6.3	Morfometría Geométrica	81
6.4	Distribución Geográfica	87

<b>7. Discusión</b>	90
<b>7.1 ¿Es suficiente la conchología para la determinación de especies?</b>	91
<b>7.2 Taxonomía y Caracteres Anatómicos</b>	92
<b>7.2.1 Diferenciación en el sistema reproductor</b>	94
<b>7.2.2 Presión de selección sexual</b>	96
<b>7.3 Especies de <i>Pomacea</i> descritas</b>	97
<b>7.3.1 <i>Pomacea guyanensis</i> (Lamarck, 1822)</b>	97
<b>7.3.2 <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> (Reeve, 1856)</b>	98
<b>7.3.3 <i>Pomacea aulanieri</i> (Deville &amp; Huppé, 1850)</b>	98
<b>7.3.4 <i>Pomacea</i> sp.</b>	99
<b>7.4 Distribución geográfica</b>	99
<b>7.5 El género <i>Pomacea</i> en estudios de producción</b>	100
<b>7.6 Comercialización de caracoles</b>	101
<b>7.7 Estudios moleculares en <i>Pomacea</i></b>	102
<b>8. Conclusiones</b>	103
<b>9. Recomendaciones</b>	104
<b>10. Referencias</b>	105

## Índice de Figuras y Tablas

### Figuras

- Figura 1.** Churos” colectados en el área de estudio, caracoles acuáticos del género *Pomacea*. (A) Venta de caracoles en Mercado de Belén, Iquitos. (B) Conchas encontradas en los alrededores de Saramuro.....10
- Figura 2.** Mapa hidrográfico de la región nororiental de Perú, mostrando los lugares de colecta.....13
- Figura 3.** Esquema de la morfología externa de un caracol del género *Pomacea*. (A) Vista frontal. (B) Vista lateral izquierda, con pericardio descubierto para visualizar estructuras internas.....19
- Figura 4.** Cavity paleal y masa visceral de un macho de *Pomacea guyanensis* ligeramente distendida, vista ventral, vaina penial extendida, pared ventral de cámara pericárdica y renal removidas, vueltas intestinales separadas, glándula digestiva removida de región del estómago.....20
- Figura 5.** Diagrama del sistema digestivo de un caracol del género *Pomacea*.....21
- Figura 6.** Diagrama del sistema reproductor masculino de un caracol del género *Pomacea*, donde se observa que el pene ha sido retirado de la bolsa penial.....22
- Figura 7.** Diagrama del sistema reproductor femenino de un caracol del género *Pomacea*.....23
- Figura 8.** Imágenes de la concha de *Pomacea* aff. *amazonica* donde se muestran las variables utilizadas para los análisis. (A) Medidas en vista frontal. (B) Medidas en vista lateral. (C) Landmarks utilizados en el estudio.....27
- Figura 9.** Conchas (A) en vistas frontal y dorsal y opérculos (B) de *Pomacea*: *Pomacea guyanensis* (a, b) y *Pomacea* aff. *amazonica* (c, d).....29
- Figura 10.** Conchas (A) en vistas frontal y dorsal y opérculos (B) de *Pomacea*: *Pomacea aulanieri* (a, b) y *Pomacea* sp. (c, d).....30
- Figura 11.** Morfología externa de la parte blanda de *Pomacea guyanensis* con el opérculo removido. (A) Vista lateral derecha. (B) Vista lateral izquierda. (C) Vista frontal. (D) Vista frontal del pie, con región visceral seccionada.....37
- Figura 12.** Cavity paleal de *Pomacea guyanensis*, con saco pulmonar en detalle. Pared ventral seccionada y abierta.....38
- Figura 13.** Cámara pericárdica de *Pomacea guyanensis* en detalle, con pared ventral removida y estructuras adyacentes.....36
- Figura 14.** Vista ventral de la cámara anterior del riñón de *Pomacea guyanensis*, con estructuras adyacentes. Paredes ventrales removidas.....37
- Figura 15.** Parte anterior del tracto digestivo de *Pomacea guyanensis*. (A) Masa bucal, vista dorsal (B) Misma estructura, en vista ventral.....40

<b>Figura 16.</b> Parte anterior del tracto digestivo de <i>Pomacea guyanensis</i> (A). Masa bucal en vista lateral izquierda. (B) Región posterior del bulbo bucal, en vista dorsal.....	41
<b>Figura 17.</b> Bulbo bucal de <i>Pomacea guyanensis</i> , vista ventral, con rádula retirada (A) Cartílagos del odontóforo y protractor infraventral del odontóforo apartados. (B) Misma estructura, con tensor infraventral del cartílago seccionado.....	42
<b>Figura 18.</b> Rádula de <i>Pomacea guyanensis</i> , donde se observa los dientes centrales y los laterales y marginales del área derecha.....	43
<b>Figura 19.</b> Morfología radular de <i>Pomacea guyanensis</i> (A) Dientes centrales (B) Dientes laterales y marginales.....	44
<b>Figura 20.</b> Mandíbulas de <i>Pomacea guyanensis</i> .....	45
<b>Figura 21.</b> Parte anterior del tracto digestivo de <i>Pomacea guyanensis</i> , vista dorsal, con odontóforo removido. Esófago y divertículo esofágico derecho abierto.....	46
<b>Figura 22.</b> Tracto intestinal medio de <i>Pomacea guyanensis</i> , con glándula digestiva removida y mostrando el estómago, abierto longitudinalmente, con cámara ventral descubierta y septo parcialmente seccionado.....	48
<b>Figura 23.</b> Estructuras reproductivas masculinas de <i>Pomacea guyanensis</i> . (A) Cara interna de la vaina penial. (B) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto.....	50
<b>Figura 24.</b> Vista en detalle de la región anterior del sistema reproductor masculino de <i>Pomacea guyanensis</i> , con órganos circundantes. Pene desenvuelto, con bolsa del pene seccionada.....	51
<b>Figura 25.</b> Estructuras reproductivas femeninas de <i>Pomacea guyanensis</i> . (A) Oviducto paleal dislocado de la cavidad paleal, con estructuras adyacentes, vista ventral. (B) Tracto reproductivo femenino, teñido con azul de metileno, donde gran parte de la glándula de la albumina ha sido retirada.....	53
<b>Figura 26.</b> Vista ventral de la glándula digestiva de un espécimen femenino de <i>P. guyanensis</i> , donde se muestra embebido el ovario.....	54
<b>Figura 27.</b> Rádula de <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> donde se observa los dientes centrales y los laterales y marginales del área derecha.....	57
<b>Figura 28.</b> Morfología radular de <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> (A) Dientes centrales (B) Dientes laterales y marginales.....	58
<b>Figura 29.</b> Estructuras reproductivas masculinas de <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> . (A) Cara interna de la vaina penial. (B) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto. La próstata se ha seccionado y separado del canal urinario en su parte proximal para observar el aumento de su diámetro.....	60
<b>Figura 30.</b> Pene rudimentario y estructuras circundantes cercanas al borde del manto en espécimen femenino de <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> . Vista ventral.....	61
<b>Figura 31.</b> Rádula de <i>Pomacea aulanieri</i> .....	64



<b>Figura 32.</b> Morfología radular de <i>Pomacea aulanieri</i> (A) Dientes centrales (B) Dientes laterales y marginales.....	65
<b>Figura 33.</b> Estructuras reproductivas masculinas de <i>Pomacea aulanieri</i> . (A) Cara interna de la vaina penial. (B) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto.....	67
<b>Figura 34.</b> Rádula de <i>Pomacea</i> sp.....	70
<b>Figura 35.</b> Morfología radular de <i>Pomacea</i> sp. (A) Dientes centrales (B) Dientes laterales y marginales.....	71
<b>Figura 36.</b> Vista ventral del osfradio, donde se observa la variación en las diferentes especies (a) <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> (b) <i>Pomacea guyanensis</i> (c) <i>Pomacea</i> sp. (d) <i>Pomacea aulanieri</i> . (Barras de escala = 2 mm).....	72
<b>Figura 37.</b> Vista ventral de los lóbulos dorsales de la cámara posterior del riñón, donde se observa la variación en las diferentes especies (a) <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> (b) <i>Pomacea guyanensis</i> (c) <i>Pomacea</i> sp. (d) <i>Pomacea aulanieri</i> . (Barras de escala = 5mm).....	73
<b>Figura 38.</b> Tracto digestivo anterior, vista dorsal, glándulas salivales removidas, donde se ha enfocado la región de los divertículos esofágicos y se observa la variación en las diferentes especies. (a) <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> (b) <i>Pomacea guyanensis</i> (c) <i>Pomacea</i> sp. (d) <i>Pomacea aulanieri</i> . (Barras de escala = 5mm).....	74
<b>Figura 39.</b> Estructuras reproductivas masculinas de <i>Pomacea</i> sp. (a) Cara interna de la vaina penial. (b) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto.....	76
<b>Figura 40.</b> Gráfico de dispersión de puntos perteneciente a las dos primeras componentes principales correspondientes a las 4 especies de <i>Pomacea</i> estudiadas.....	78
<b>Figura 41.</b> Gráfico de dispersión de puntos, perteneciente a las dos primeras funciones discriminantes canónicas de las especies de <i>Pomacea</i> estudiadas, mostrando también los centroides.....	80
<b>Figura 42.</b> Histograma mostrando el porcentaje de varianza para cada una de las componentes principales en el análisis de morfometría geométrica.....	81
<b>Figura 43.</b> Gráfico de dispersión de puntos de los dos primeros componentes principales en el análisis de morfometría geométrica, donde en los ejes, se muestran los máximos y mínimos de los componentes.....	83
<b>Figura 44.</b> Gráfico de dispersión de puntos, perteneciente a las dos funciones primeras canónicas, en el análisis de morfometría geométrica, de las especies de <i>Pomacea</i> estudiadas.....	86
<b>Figura 45.</b> Mapa de distribución para las cuatro especies de <i>Pomacea</i> del presente estudio.....	87
<b>Figura 46.</b> Lugares visitados durante las colectas. (A) Canal en la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana. (B) Orillas del Rio Marañón en Saramuro.....	89

## Tablas

<b>Tabla 1.</b> Datos de colecta del presente estudio.....	12
<b>Tabla 2.</b> Datos de los especímenes depositados en museos del extranjero, y que han sido utilizados en este estudio.....	15
<b>Tabla 3.</b> Datos de los especímenes de la Colección Científica del MHN-UNMSM, utilizados en el mapa de distribución.....	16
<b>Tabla 4.</b> Estadísticos de las variables tomadas para <i>Pomacea guyanensis</i> .....	32
<b>Tabla 5.</b> Estadísticos de las variables tomadas para <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> .....	55
<b>Tabla 6.</b> Estadísticos de las variables tomadas para <i>Pomacea aulanieri</i> .....	62
<b>Tabla 7.</b> Estadísticos de las variables tomadas para <i>Pomacea</i> sp.....	68
<b>Tabla 8.</b> Matriz de componentes principales obtenidas para las 8 variables de la concha de las 4 especies de <i>Pomacea</i> , donde los valores representan la correlación de cada variable con las componentes principales.....	77
<b>Tabla 9.</b> Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas para las 8 variables tomadas de las 4 especies de <i>Pomacea</i> , donde los valores representan la correlación de cada variable con las funciones discriminantes.....	79
<b>Tabla 10.</b> Matriz de estructura de las dos primeras componentes principales para las coordenadas de los 14 <i>landmarks</i> utilizados, donde los valores representan los vectores de las desviaciones que se obtienen a partir de una forma promedio.....	82
<b>Tabla 11.</b> Matriz de estructura de los tres coeficientes canónicos para las coordenadas de los 14 <i>landmarks</i> utilizados, donde los valores representan los vectores de las desviaciones que se obtienen a partir de una forma promedio.....	84

## Resumen

El género *Pomacea* está ampliamente distribuido en Sudamérica y Centroamérica. Estos caracoles han tomado importancia en los últimos años por las invasiones a nivel mundial. Además, tiene gran importancia ecológica como un nexo entre las redes alimenticias acuáticas y terrestres. En Perú estos caracoles son consumidos por gran parte de la población amazónica y tiene planes de cultivo para exportación. Sin embargo la taxonomía, tanto en nuestro país como en Sudamérica es confusa, debido a la escasez de datos anatómicos y moleculares. El objetivo principal del presente estudio es discriminar a las especies expandidas en el mercado de Iquitos, así como evaluar a las que están presentes en los alrededores de la ciudad, en base a análisis de anatomía interna (cavidad paleal, sistema digestivo, reproductor, excretor y circulatorio) y morfometría. Las colectas se realizaron en el 2011, en las provincias de Loreto y Maynas, pertenecientes al departamento de Loreto. Se trabajó también con la bibliografía y las bases de datos de especímenes custodiados en museos. Además de las descripciones anatómicas, se realizaron análisis multivariados y de morfometría geométrica para las conchas de los especímenes. Las especies encontradas comercializadas en mercados de Iquitos (Loreto) son dos: *Pomacea* aff. *amazonica* y *Pomacea guyanensis*, que son las de mayor tamaño. En poblaciones naturales fueron encontradas cuatro especies: las dos comercializadas, *Pomacea aulanieri* y una nueva especie, *Pomacea* sp. nov. Esta especie se diferencia por tener un tamaño menor, canal sutural leve, vesícula seminal reniforme y glándulas de la vaina penial en un patrón distinto al de las especies anteriores y las de las observadas en la literatura. Las demás especies se discriminaron principalmente por las glándulas de la vaina penial, forma de la próstata y caracteres de la concha. *Pomacea* aff. *amazonica* se diferenció de las otras especies por presentar un engrosamiento en la próstata. Los análisis de morfometría nos permitieron separar a los grupos de especies claramente, en especial la morfometría geométrica, siendo un método muy útil para las discriminaciones *a priori*. Uno de los caracteres que influyó más en la separación de los grupos fue el ancho de la espira. Las diferenciaciones de especies se realizaron en base a la vaina penial de los machos,

mientras que en las hembras no se observó ninguna diferencia interespecífica, lo que nos hace tener presente la teoría del tipo de selección sexual llamado opción críptica femenina. Los datos obtenidos nos permitirán empezar estudios especializados en la dieta y fisiología de cada una de las especies, así como aumentar el enfoque en el género *Pomacea*, y otros moluscos de Perú, de los cuales se desconoce totalmente la morfología interna.

## Abstract

The genus *Pomacea* is widely distributed in South and Central America. These snails have become important in recent years by invasions worldwide. It also has great ecological importance as a link between the aquatic and terrestrial food webs. In Peru, these snails are consumed by the local population and have plans of aquaculture to export. However, taxonomy in our country and South America is unclear, due to insufficient anatomical and molecular data. The main objective of this study is to discriminate species expended in Iquitos market and evaluate which are present around the city, based on analysis of internal anatomy (pallial cavity, digestive, reproductive, excretory and circulatory system) and morphometry. Surveys were made in 2011, in the provinces of Loreto and Maynas, belonging to the department of Loreto. I also worked with the literature and databases of specimens kept in museums. Besides anatomical descriptions, it were performed analyzes of geometric morphometrics to the shells of specimens. The species found, commercialized in Iquitos (Loreto) markets are two: *Pomacea* aff. *amazonica* and *Pomacea guyanensis*, which are the largest ones. In natural populations, four species were found, the two commercialized, as well as *Pomacea aulanieri* and a new species, *Pomacea* sp. nov. This species is distinguished by having a shell of smaller size, mild sutural channel, reniform seminal gland and penis sheath glands in a pattern different from the previous species and from those reported in the literature. Other species were discriminated mainly by glands of penis sheath, shape of the prostate and the shell characteristics. *Pomacea* aff. *amazonica* differed from the other species by having a thickening in the proximal region of prostate. The morphometric analysis allowed to separate the species groups clearly, especially geometric morphometrics, being a very useful method for *a priori* discrimination. One of the most influenced characters in separation of the groups was the width of the spire. The differentiation of species were based on penial sheath in males, while females showed no interspecific difference, that makes us aware of the type theory of sexual selection called cryptic female choice. The data obtained allow us to start specialized studies in diet and

physiology of each species, and increase the focus on the genus *Pomacea*, and other mollusks from Peru, which internal morphology is completely unknown.

## 1. Introducción

Los moluscos siempre han sido importantes en la alimentación como una fuente de proteínas (Gallo, 2003) para la subsistencia de la población costera, así como instrumentos religiosos en las culturas prehispánicas (Gorriti-Manchego, 2000). Desde los mochicas (Bourget & Jones, 2008), pobladores de la Amazonía (Mann, 2000) e incas (Allison, 1974; Pillsbury, 1996), los moluscos han tenido siempre un rol dentro de lo alimenticio (Ravines, 1991) y sagrado, observándose diversas representaciones en la cerámica y metalurgia, así como restos de conchas dentro de las tumbas. El aprovechamiento de este recurso ha sido principalmente del tipo extractivo, dañando muchas veces los ecosistemas aledaños con la sobreexplotación (Del Solar, 1981). Es en la década de los 80s que se inician los primeros ensayos para el cultivo de moluscos con las especies marinas *Argopecten purpuratus*, *Aulacomya atra*, *Crassostrea columbiensis* y *C. corteziensis* (Vera Rivas Plata, 1984). En recientes estudios también se ha hecho experimentos con el pulpo *Octopus mimus* (Baltazar *et al.*, 2000). Si bien se ha avanzado en las dos primeras especies, llegándose a la etapa de la exportación, aún se presentan problemas en el tema de captación de semillas y reproducción de los individuos. Estos problemas son muchas veces generados debido a la ausencia de estudios básicos sobre taxonomía, morfología, fisiología y demás aspectos de la biología de los organismos. Este caso se ejemplifica en los caracoles del género *Pomacea*, los cuales han cobrado importancia a nivel mundial en los últimos años (Cowie, 2002).

El género *Pomacea* posee un total de 117 especies reconocidas, distribuyéndose por la mayor parte de Sudamérica y Centroamérica, llegando al sureste de Estados Unidos con *Pomacea paludosa* (Cowie & Thiengo, 2003). A nivel mundial, el género ha cobrado suma importancia, por la invasión de especies en zonas de cultivo y el incalculable daño ecológico que han causado, estando en la lista de las 100 peores especies invasoras (Lowe *et al.*, 2000; Hayes *et al.*, 2008). Estos animales fueron introducidos de Argentina a Asia como un suplemento dietario proteínico en zonas pobres. Sin embargo, no se realizaron estudios

previos de la biología del animal, así como el posible impacto ecológico que pudo causar (Naylor, 1996). También fueron introducidos por acuaristas y ahora se han extendido a lo largo del continente asiático, parte de Norteamérica y en un reporte reciente, a España (López *et al.*, 2010). Sumado a esto, se encuentra el problema de las parasitosis transmisibles al hombre, como en el caso de la especie *Pomacea canaliculata* que ha sido detectada como hospedera intermediaria de diversos nemátodos como *Angiostrongylus cantonensis* y *Gnathostoma spinigerum* (Tesana *et al.*, 2008; Komalamisra *et al.*, 2009).

En el Perú se han registrado 23 especies de *Pomacea* a lo largo de la Amazonía, y es el género más diverso de gasterópodos dulceacuícolas, contando a su vez con 6 especies endémicas (Ramírez *et al.*, 2003). Éstos han sido usados en la alimentación desde tiempos prehispánicos (Wright, 2005; Emery, 2007), y continúan siendo consumidos por la población del oriente peruano, conociéndose al conjunto de especies en la Amazonía como “churos”, los cuales han sido identificados por la concha, en estudios de producción, como *Pomacea maculata* o en otros casos simplemente nombrado como *Pomacea* sp. (Saenz, 2001). El cultivo de estos organismos es promovido y se están realizando diversos estudios al respecto, a cargo del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), ya que posee un alto nivel alimenticio, con 21.26% de proteínas (Tello & Padilla, 2000), y podría mostrarse como una especie promisorio para consumo nacional. Sin embargo, aún no se han realizado estudios respecto a la taxonomía de la especie o las especies cultivadas, y mucho menos de las especies potenciales para el consumo, siendo los estudios en alimentación muchas veces deficientes.

Un problema dentro de la taxonomía del género *Pomacea* es el llamado “grupo canaliculata”. Este grupo se caracteriza por poseer un distintivo canal sutural entre vueltas adyacentes. Esta es una característica de muchas especies de *Pomacea*, pero no sirve para determinar especies o grupos monofiléticos (Rawlings *et al.*, 2007). Además, la variabilidad en tamaños y colores hacen más complicada la taxonomía del género. Dentro



de este “grupo *canaliculata*” se encuentran *Pomacea canaliculata*, *P. lineata*, *P. insularum* y *P. maculata*. Asimismo, a este grupo se puede unir *Pomacea gigas*, especie que ha sido sinonimizada con *P. maculata* (Cowie & Thiengo, 2003; Hayes *et al.*, 2012).

Se debe realizar una evaluación de la significancia de la concha y la parte blanda en la diferenciación de las especies, usando estos caracteres en una matriz de carácter/estado y ser analizados filogenéticamente (Cowie *et al.*, 2006). Usualmente, en los moluscos, estas diagnósis se basan principalmente en el sistema reproductor de los machos (pene, vaina del pene, bolsa del pene, próstata, glándulas accesorias), así como en otros órganos del sistema respiratorio, digestivo y excretor.

La diversidad de *Pomacea* conocida para Perú está basada solo en conquiología, lo cual resulta poco certero, por la gran variabilidad que presenta la concha. Iquitos es una ciudad donde comúnmente se expende en los mercados de abasto estos caracoles acuáticos conocidos como “churos”, de preferencia los de conchas de mayor tamaño (entre 85 y 100 mm). Ya que es imposible discriminar fehacientemente a las especies de *Pomacea* tan solo por su concha, el objetivo de la presente tesis es dar a conocer la real diversidad del género *Pomacea* en Iquitos (Perú: Dpto. Loreto) con el análisis comparativo de la anatomía interna de estos animales.

## **2. Marco Teórico**

### **2.1 Estudios en morfología interna en Caenogastropoda**

El phylum Mollusca es el segundo grupo después de los Arthropoda en tener la mayor diversidad de organismos. Dentro de éstos, la clase Gastropoda tiene un estimado entre 40000 y 150000 especies (Aktipis *et al.*, 2008), siendo el grupo Caenogastropoda el que engloba al 60% de éstas (Ponder *et al.*, 2008). La gran mayoría en este grupo son marinos, estando entre los dulceacuícolas las familias Thiariidae y Ampullariidae. La diversidad de estos grupos se ha basado siempre en la concha. Si bien existen estudios que datan del siglo XIX, en los que se realizó análisis de anatomía interna (Bouvier, 1887; Perrier, 1889; Bernard, 1890; Amaudrut, 1898), la mayoría de investigaciones se han centrado en caracteres conquiológicos y radulares. Entre los caracteres anatómicos que se han usado se encuentran la cavidad paleal, sistemas circulatorio, nervioso y reproductivo; tubo digestivo y estadios larvales, los cuales a su vez se usan también en análisis de gasterópodos en general (Ponder & Lindberg, 1997). Strong (2003) realizó un estudio en el cual encontró nuevas sinapomorfias como el caso de los pliegues esofágicos y el órgano subradular para muchos clados de Caenogastropoda. Simone (2001; 2005; 2006) ha aportado con datos anatómicos, enfocándose principalmente en el bulbo bucal de diversas especies, y realizando a su vez análisis filogenéticos.

### **2.2 Estudios en morfología de la concha de Pomacea**

La especie tipo del género *Pomacea* es *Pomacea maculata* (Perry, 1810-11), cuyo material tipo no fue encontrado por Cowie & Thiengo (2003) cuando prepararon el catálogo de tipos. Esta especie fue descrita íntegramente en base a la concha, así como los sucesivos trabajos de taxonomía que se realizaron. La mayoría de estos trabajos se remiten a monografías extensas, destacándose los trabajos de Philippi (1851-52) y de Reeve (1856). Este último se destacó por los precisos dibujos de G. B. Sowerby II. Otra monografía que

debe mencionarse es la de Kobelt (1915), que aporta con sinonimias y comentarios constructivos. Siguiendo a éste, Alderson (1925) en su publicación, corrige errores de los anteriores trabajos. Si bien estos trabajos fueron útiles para el estudio de la familia y el género, a veces no tomaban en cuenta los trabajos anteriores, como es el caso de Reeve y Alderson, aumentando los sinónimos de las especies. Adicionalmente, no se trabajó con ejemplares de museos, sino con colecciones privadas, estando muchas de estas colecciones hoy en día perdidas y basándose los estudios actuales en topotipos. El último investigador que se dedicó al estudio íntegro de la conquiología fue Pain, el cual tuvo diversas publicaciones sobre ampuláridos de diversas zonas en América como Centroamérica, Venezuela, Guyana Británica, Colombia, Surinam y la cuenca del Amazonas (Pain, 1950a; 1950b; 1952; 1956; 1960; 1964).

### **2.3 Estudios en morfología interna de *Pomacea***

La taxonomía del género *Pomacea* se ha basado siempre en caracteres de la concha y del opérculo (Pain, 1972) como en otros moluscos, estando las partes blandas relegadas por mucho tiempo. *Pomacea gigas* fue la primera especie en ser descrita anatómicamente (Sachwatkin, 1920), aunque no indicó la procedencia ni el lugar de depósito del material. Luego de esto siguieron las descripciones de *Pomacea canaliculata*, *P. haustum*, *P. sordida*, *P. lineata*, *P. scalaris* (Souza Lopes, 1955; Hylton-Scott, 1957; Thiengo *et al.*, 1993) entre otros. Andrews (1965) realizó trabajos de la anatomía funcional de varios ampuláridos, entre ellos *Pomacea canaliculata*. Berthold (1991) realizó el primer estudio filogenético utilizando caracteres de la morfología interna. En el último trabajo publicado sobre *Pomacea* se incluye datos conquiológicos, morfológicos así como moleculares, en un abordaje filogenético (Hayes *et al.*, 2012).

## **2.4 Estudios en Perú**

Los antecedentes en relación a estudios de *Pomacea* en Perú son pocos. Pain (1960), en su revisión de las especies amazónicas cita varias de ellas, todas descritas tan solo en base de la concha. Villacorta (1976) hizo una descripción de la conchilla de un posible *Pomacea maculata*, mas no remite información de la anatomía de éste. Mayta (1978) se basó en la determinación del estudio anterior y describió las condiciones de vida, así como la reproducción y alimentación de *P. maculata*. Hay estudios de la biología del caracol, dirigidos hacia el tema de reproducción y cultivo, pero lamentablemente no definen especies, sólo se refieren a *Pomacea* sp. (Alcántara & Nakagawa, 1996). A esto se añaden trabajos sobre la dieta del animal y su composición corporal, siempre en *Pomacea* sp. (Saenz, 2001). Actualmente el Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) está realizando investigaciones en el cultivo, procesamiento y envasado de estos animales, abarcando los costos y beneficios que pueden traer a las empresas y comunidades que puedan hacerlo (Alcántara com. pers.). Hasta el momento no se han realizado estudios a nivel de anatomía interna o molecular en el Perú. Las diagnosis de las especies están basadas en las conchas y son muy sucintas, no cubren la variación de las especies aún a nivel de concha, por lo que es necesario proveer una serie de datos morfológicos, moleculares, bioquímicos y ecológicos con el fin de poder hacer un replanteamiento en lo que a especies de este género se refiere (Cazzaniga, 2002).

## **2.5 Importancia**

El presente estudio servirá de base para estudios referentes al cultivo de las especies promisorias de *Pomacea* para la alimentación. Al poder diferenciar las especies se podrán realizar cultivos especializados para cada una, de acuerdo a su alimentación y hábitat. Debido al alto nivel nutricional que posee, además de la alimentación de la población, bien puede ser usado para la elaboración de alimento para animales de producción, siendo una alternativa a la harina de pescado en zonas alejadas de la costa. Además, contribuyendo a la determinación de las especies se podrá realizar más estudios referentes al mejoramiento reproductivo, alimentación, parasitología y diversidad genética, así como promover herramientas para la conservación de las especies. El estudio morfológico de los órganos internos permitirá contribuir con datos para el estudio sistemático y evolutivo del género, y también de la familia. Los análisis morfométricos nos podrán decir cuáles son las variaciones de forma entre especies, restando la subjetividad de las determinaciones conculógicas. Cabe destacar la importancia ecológica que tiene este género, al ser parte de la dieta de diversos animales acuáticos y terrestres, siendo el nexo trófico de estos ecosistemas, lo cual puede influenciar la diversidad de especies (Hayes *et al.*, 2009a). Además de tener la relevancia propia de los moluscos, como ser ingenieros ecosistémicos (Gutiérrez *et al.*, 2003), controlar la vegetación acuática (Elger *et al.*, 2009) y enriquecer el sedimento (Vaughn & Hakenkamp, 2001), son perfectos modelos para estudiar los mecanismos de especiación, por la amplia variedad de formas que poseen entre especies (Estebenet & Martín, 2002; Estebenet *et al.*, 2006) y pueden ser usados como organismos modelo para pruebas de toxicidad (Lima Melo *et al.*, 2000). Además, es un potencial indicador del cambio climático que se está viviendo, al extender su rango de distribución a zonas como la Patagonia (Darrigran *et al.*, 2011). Por último la información será útil para los especialistas extranjeros que enfrentan el problema de las invasiones que actualmente aqueja Asia y gran parte de América del Norte.

### **3. Hipótesis**

#### **3.1 *Hipótesis nula:***

Los “churos”, caracoles acuáticos del género *Pomacea*, comercializados en la ciudad de Iquitos pertenecen a una sola especie, aunque con variación en la concha.

#### **3.2 *Hipótesis alternativa:***

Los “churos”, caracoles acuáticos del género *Pomacea*, comercializados en la ciudad de Iquitos no pertenecen a una sola especie y son diferenciables morfológicamente.

## **4. Objetivos**

### **4.1 *Objetivo general:***

- Discriminar a las especies del género *Pomacea* que se comercialicen en la ciudad de Iquitos

### **4.2 *Objetivos específicos:***

- Describir el sistema reproductor masculino y femenino de cada posible especie encontrada.
- Describir los órganos de la cavidad paleal (osfradio, ctenidio, saco pulmonar) de cada posible especie.
- Realizar un estudio morfométrico de las conchas de cada posible especie.
- Contrastar la morfología de las posibles especies expandidas, con poblaciones naturales aledañas a Iquitos.

## 5. Materiales y Métodos

### 5.1 Área de estudio

Las colectas se realizaron en los diferentes mercados de la ciudad de Iquitos. Se eligió Iquitos por ser el punto principal de comercio de la población perteneciente a la cuenca del Amazonas. Es en esta cuenca en la que se registra la distribución de la mayor cantidad de especies de *Pomacea*.



(B)



(A)

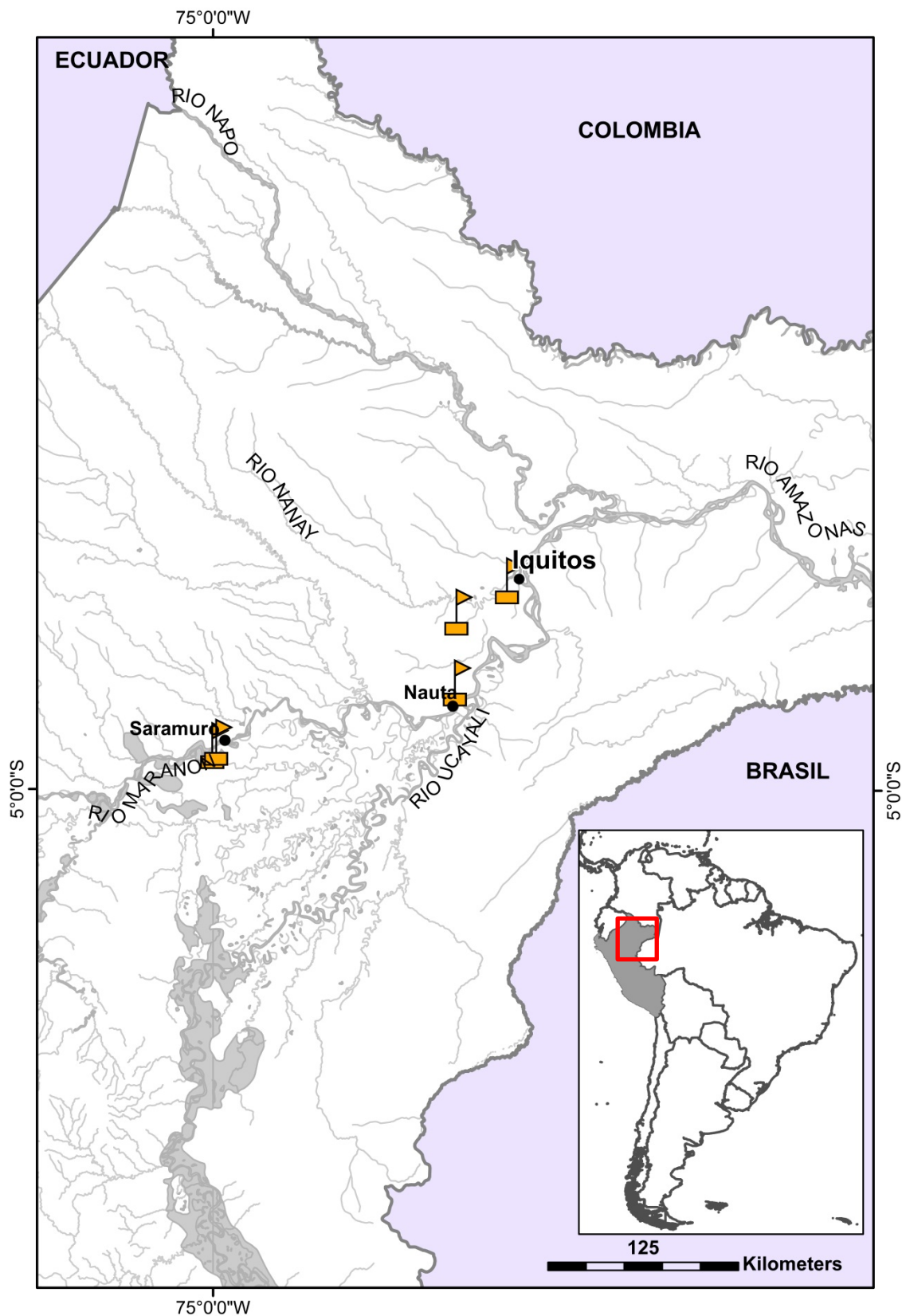
**Figura 1.** "Churos" colectados en el área de estudio, caracoles acuáticos del género *Pomacea*. (A) Venta de caracoles en Mercado de Belén, Iquitos. (B) Conchas encontradas en los alrededores de Saramuro (Dpto. Loreto, Provincia de Loreto).



Asimismo, se realizaron colectas de poblaciones naturales por la carretera Iquitos - Nauta, Saramuro y la isla de Saramuro (Tabla 1, Figura 2), utilizando el método de búsqueda directa en los ambientes acuáticos. Las colectas se realizaron en el verano del 2011 gracias al estudio de investigación CON/CON 111001241 "Diversidad morfológica y molecular de *Megalobulimus popelairianus* "congompe", el caracol terrestre más grande de América", a cargo de la Dra. Rina Ramírez. . Además se examinaron ejemplares de la Colección Científica del Museo de Historia Natural de la UNMSM procedentes de Loreto (Tabla 2), así como morfotipos similares a los encontrados en el área de estudio, provenientes de otros departamentos. Se realizaron las confrontaciones de las conchas de los especímenes colectados con fotografías de los sintipos provenientes de instituciones internacionales (Tabla 3) como el Field Museum of Natural History de Chicago (FMNH), Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires (MACN), Museum of Comparative Zoology, Harvard University de Cambridge (MCZ), Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève (MHNG), Muséum national d'Histoire naturelle de París (MNHN) y el Natural History Museum de Londres (NHMUK)

**Tabla 1.** Datos de colecta del presente estudio

Departamento	Provincia	Localidad	Coordenadas	Especies	Colector	Fecha de Colecta
Loreto	Loreto	Congompal a 1 km del Rio Marañón	74°59'20.9"W 4°44'30.4"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	A. Ampuero y V. Borda	14/03/2011
Loreto	Loreto	Rio Marañón - Isla Saramuro	74°57'58"W 4°43'18.5"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	A. Ampuero y V. Borda	14/03/2011
Loreto	Maynas	Mercado de Belén - Iquitos	73°14'52.4"W 3°45'43.8"S	<i>Pomacea</i> <i>guyanensis</i> , <i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	A. Ampuero y V. Borda	18/03/2011
Loreto	Maynas	Reserva Nacional Allpahuayo Mishana	73°32'46.9"W 3°56'53.7"S	<i>Pomacea</i> sp.	G. Del Águila y R. Ramírez	22/11/2010
Loreto	Maynas	Carretera Iquitos Nauta	73°33'16.1"W 4°22'6.9"S	<i>Pomacea</i> sp., <i>Pomacea</i> <i>aulanieri</i>	A. Ampuero y R. Ampuero	21/03/2011



**Figura 2.** Mapa hidrográfico de la región nororiental de Perú, mostrando los lugares de colecta.

## **5.2 Tratamiento del material biológico**

Los caracoles fueron relajados con cristales de mentol (McCraw, 1958) y preservados en etanol al 96% (Sturm *et al.*, 2006), el cual permite la conservación del espécimen tanto para el análisis de anatomía interna, como para extracción de ADN (Carter, 2002). Las partes blandas de los caracoles se extrajeron con un fórceps cuidadosamente o también mediante la técnica de Souza Lopes (1955). Las muestras fueron depositadas en el Departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural (MHN) de la UNMSM.

## **5.3 Determinación del material biológico**

Para la determinación de las posibles especies del área de estudio se utilizaron patrones en común de las conchas, como por ejemplo el tamaño, el periostraco, la forma de la espira y la abertura. Los morfotipos conquiológicos resultantes fueron determinados con ayuda de las descripciones originales y literatura pertinente de especies del género *Pomacea*, así como con ayuda de fotografías de material tipo recibidas de distintos museos del mundo (Tabla 2). Se estableció la sinonimia para las especies, teniendo como base a Pain (1960). Luego se procedió a analizar la morfología de la parte blanda de los morfotipos conquiológicos, para discriminación real de las especies.

**Tabla 2.** Datos de los especímenes de la Colección Científica del MHN-UNMSM, utilizados en el mapa de distribución

Departamento	Localidad	Coordenadas		Especies	Colector	Fecha
		Latitud	Longitud			
Loreto	Bosque Panguana	74°6'0.6"W	7°4'57.6"S	<i>Pomacea guyanensis</i>	H. Sisniegas	07/08/1997
Loreto	Iquitos. Boca del Samiria	74°21'0.5"W	4°38'58.4"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> , <i>P. guyanensis</i>	D. Silva	11/08/1989
Loreto	Región Iquitos	73°18'8.48"W	3°48'22.8"S	<i>Pomacea amazonica</i> , <i>P. guyanensis</i>	P. Hocking	09/06/1963
Loreto	Iquitos	73°15'1.2"W	3°45'58.7"S	<i>Pomacea aulanieri</i>	H. Ortega	1999
Loreto	Inahuaya	75°16'59.8"W	7°8'57.6"S	<i>Pomacea aulanieri</i>	P. Hocking	13/08/1988
Loreto	Yurimaguas. Río Yurimaguas.	76°4'59.2"W	5°53'57.9"S	<i>Pomacea aulanieri</i>	L. Rodríguez	01/08/1980
Loreto	Pucallpa.	74°32'0.3"W	8°22'57.1"S	<i>Pomacea aulanieri</i>	P. Hocking	15/11/1979
Loreto	Aguas Calientes (Contamana)	74°58'60"W	7°12'57.5"S	<i>Pomacea guyanensis</i>	P. Hocking	15/09/1986
Loreto	Iquitos. Churos comprados en el Mercado Belén.	73°14'53.6"W	3°45'42.5"S	<i>Pomacea guyanensis</i>	L. Ramirez	01/04/1991
Loreto	Padre Isla Iquitos. Restingas "Barbón" y "Largo".	73°10'17.9"W	3°39'35.6"S	<i>Pomacea guyanensis</i>	I. Arévalo	11/12/1984
Loreto	Alpahuayo. Km 20 de la carretera Iquitos-Nauta.	73°28'39.7"W	3°54'46.7"S	<i>Pomacea</i> sp.	J. Icochea	14- 16/04/1994
Loreto	Estación Alpahuayo IIAP- Km 20 carretera Iquitos Nauta.	73°28'39.7"W	3°54'46.7"S	<i>Pomacea</i> sp.	R. Fernandez	03/01/1991
Ucayali	Región Pucallpa	74°32'0.3"W	8°22'57.1"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	M. de Callegari	01/05/1997
Ucayali	Laguna de Yarinacocha, cerca de Pucallpa	74°43'0.2"W	8°14'57.2"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	J. Ortiz De La Puente	-
Ucayali	Yarinacocha	74°22'0.4"W	5°30'58.1"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	P. Hocking	25/12/1985
Ucayali	Cerca a Tamaya Tipischa.	74°14'0.5"W	8°27'57.1"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	H. W. Koepcke	19/06/1958
Ucayali	Este del río Ucayali, cerca de Pucallpa.	74°34'0.3"W	8°22'57.1"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	H. W. Koepcke	10/06/1958
Ucayali	Laguna Yarinacocha (cerca Pucallpa)	74°43'0.2"W	8°14'57.2"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i>	F. Spillman	
Ucayali	Río Pacaya	74°19'0.5"W	5°11'58.2"S	<i>Pomacea</i> aff. <i>amazonica</i> , <i>P. guyanensis</i> , <i>P. aulanieri</i>	H. W. Koepcke	16- 24/08/1961
Ucayali	Este del río Ucayali, cerca de Pucallpa.	74°33'10.9"W	5°11'59"S	<i>Pomacea guyanensis</i>	H. W. Koepcke	10/06/1958

**Tabla 3.** Datos de los especímenes depositados en museos del extranjero, y que han sido utilizados en este estudio.

Espécimen	Estatus	Código	Localidad	Departamento	Provincia	País
<i>Ampullaria reyei</i> Cousin, 1887	Posible sintipo	MNHN 23087	-	-	-	-
<i>Ampullaria aulanieri</i> (Deville & Huppé, 1850)	Lectotipo	MNHN 23072	Lac de Cruz Playa sur l'Ucayali	-	--	Perú
<i>Ampullaria guyanensis</i> Lamarck 1819	Lectotipo	MHNG-INVE 51287	Les rivières de la Guyane	-	-	--
<i>Pomacea amazonica</i> (Reeve, 1856)		ZMB/Moll - 35596	Yquitas (Iquitos)	-	-	-
<i>Pomacea amazonica</i> (Reeve, 1856)		ZMB/Moll - 82007	Brazil, Río Sitia	-	-	-
<i>Pomacea amazonica</i> (Reeve, 1856)	Sintipo	NHMUK 20020645	Río Amazonas	-	-	-
<i>Ampullaria haemastoma</i> Reeve, 1856	Sintipo	NHMUK 20020659	Perú	-	-	-
<i>Ampullaria lymnaeaeformis</i> Reeve, 1856	Sintipo	NHMUK 20020666	Río Maraón	-	-	-
<i>Pomacea haustum</i> (Reeve, 1856)	Posible sintipo	NHMUK 20020660	Río Maraón	-	-	-
<i>Pomacea aulanieri</i> (Deville & Huppé, 1850)	-	MCZ 258088	Paca Cocha	Ucayali	Pucallpa	Perú
<i>Pomacea bridgesii</i> (Reeve, 1856)	-	MCZ 125222	Villa Bella	-		Brasil
<i>Pomacea urceus guyanensis</i> Lamarck	-	MCZ 258090	Quebrada en km. 14	Ucayali	Pucallpa	Perú
<i>Pomacea guyanensis</i> (Lamarck, 1822)	-	MCZ 141908	Amazonas	-	-	Brasil
<i>Pomacea guyanensis</i> (Lamarck, 1822)	-	MCZ 141905	Alto Maraón	-	-	Brasil?
<i>Pomacea maculata haustum</i> Reeve	-	MCZ 258086	Río Ucayali entre la boca del Pachitea y el Iparia	Huánuco	Huánuco	Perú
<i>Pomacea reyei</i> (Cousin, 1887)	Topotipo	MCZ 92312	Región del Río Napo	-	-	Ecuador
<i>Pomacea aulanieri</i> (Deville & Huppé) 1850	-	FMNH 223547	Iquitos	Loreto	Maynas	Perú
<i>Pomacea urcea</i> (Müller, 1774)	-	SMF 3212	Morajo	-	-	Brasil
<i>Ampullaria nobilis</i> Reeve	-	MACN 13263	Río Jamauchim	-	-	-

( - ): No hay datos disponibles

#### **5.4 Análisis de anatomía interna**

Para visualizar los órganos internos se hicieron disecciones tanto de individuos machos como de hembras, de la siguiente manera. Al levantar el borde del manto, se cortan los músculos laterales de éste y el piso de la cavidad paleal, para poder separar la parte visceral de la pedal. Así se logran ver las estructuras paleales, la genitalia y los gonoductos. Luego se retiran los tejidos conectivos correspondientes a la parte ventral de la cámara pericárdica y renal respectivamente. Siguiendo el trayecto del intestino hacia la parte posterior de la cámara renal se encuentra al estómago, la glándula digestiva y sobre ésta la gónada. En la región de la glándula digestiva, se retira una parte de ésta para visualizar el estómago, que está embebido en ella. El siguiente corte es en la porción cefálica pedal, en su parte dorsal, para observar el bulbo bucal así como los músculos que lo conforman. De esta manera los sistemas digestivo, reproductor, excretor y circulatorio, se encuentran preparados para sus respectivos análisis (Figura 4). Las descripciones se realizaron en base a los sistemas digestivo (bulbo bucal, rádula, glándulas anexas, estómago, intestinos, recto) (Figura 4), excretor, respiratorio (ctenidio y saco pulmonar) y circulatorio. También se realizaron descripciones de la parte cefálica y el osfradio. En el caso de este último, se tiñó con azul de metileno para poder divisar los filamentos y la forma de la base. Los órganos de menor tamaño fueron observados en un estereoscopio. Todos estos órganos fueron descritos en relación a su forma, tamaño y posición.

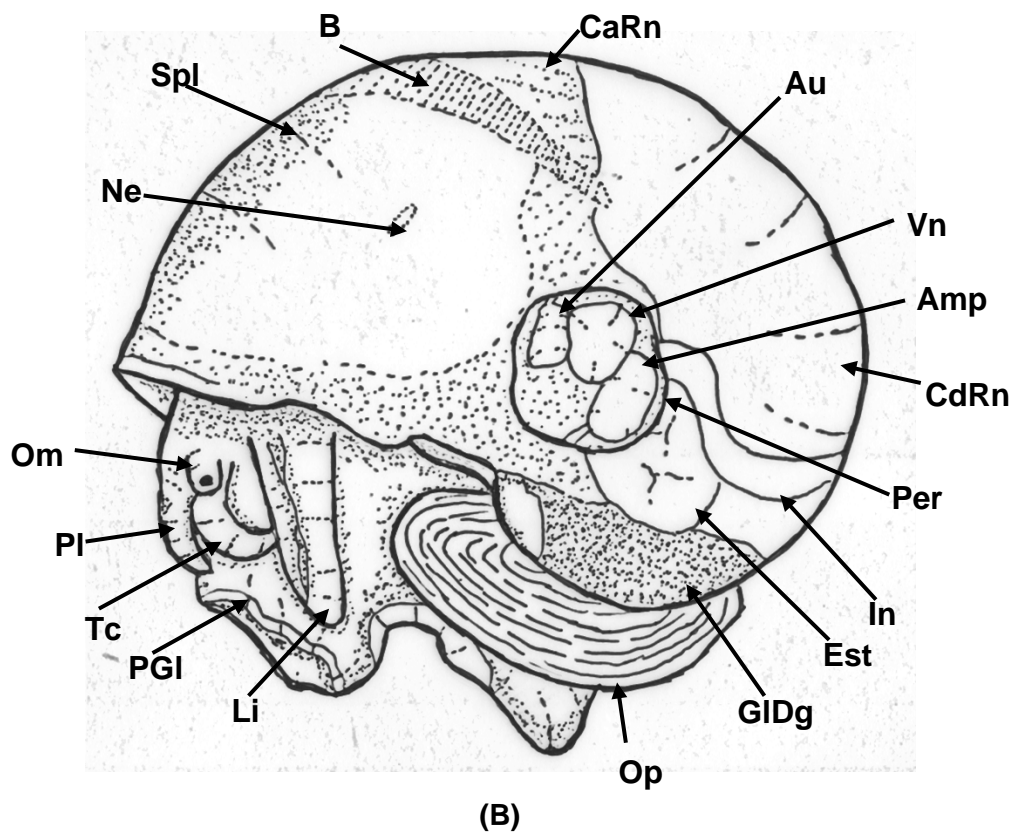
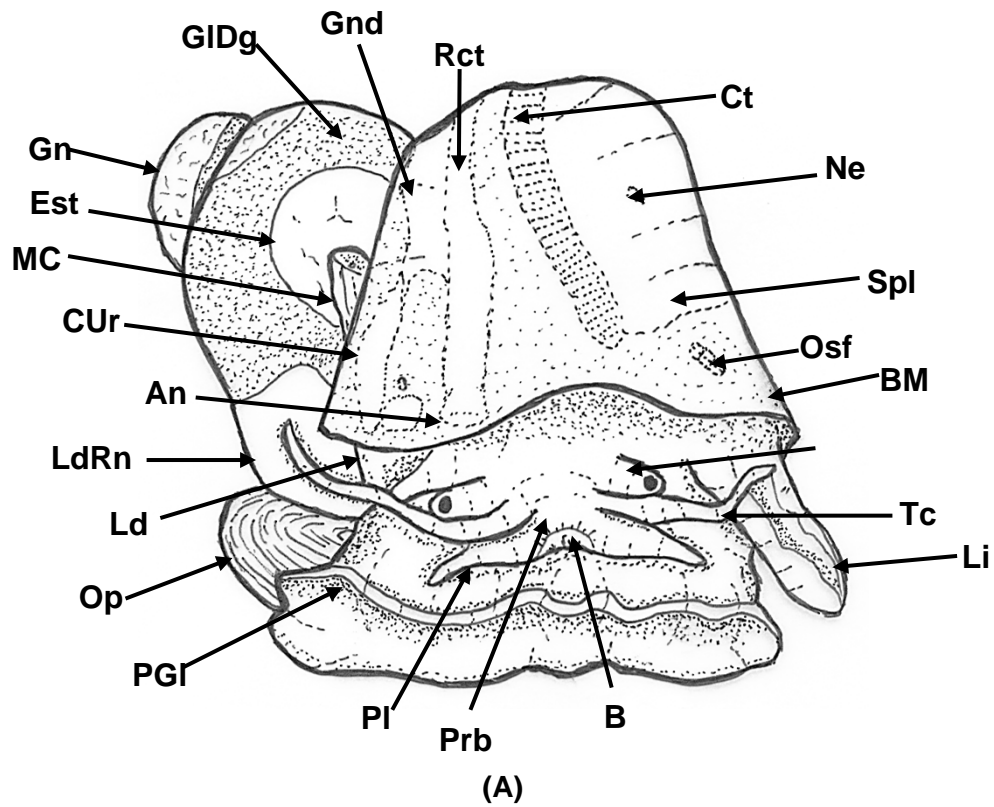
La descripción general del sistema digestivo fue realizada en el animal disectado como lo indicado en el párrafo anterior. Luego se analizaron individualmente las partes de este sistema. Así, se extrajo el bulbo bucal para el análisis y descripción de cada uno de los músculos que lo conforman, siendo necesario también extraer las mandíbulas, así como la rádula, para lo cual se seccionó la pared dorsal. Se cortó longitudinalmente la membrana subradular para divisar algunos músculos más del bulbo. El bulbo bucal con los músculos individualizados fue fotografiado y a partir de las fotografías se prepararon esquemas para

una mejor visualización de los músculos, usando la terminología de Simone (2004), que antepone la letra m a cada abreviatura (m1, mj, etc.).

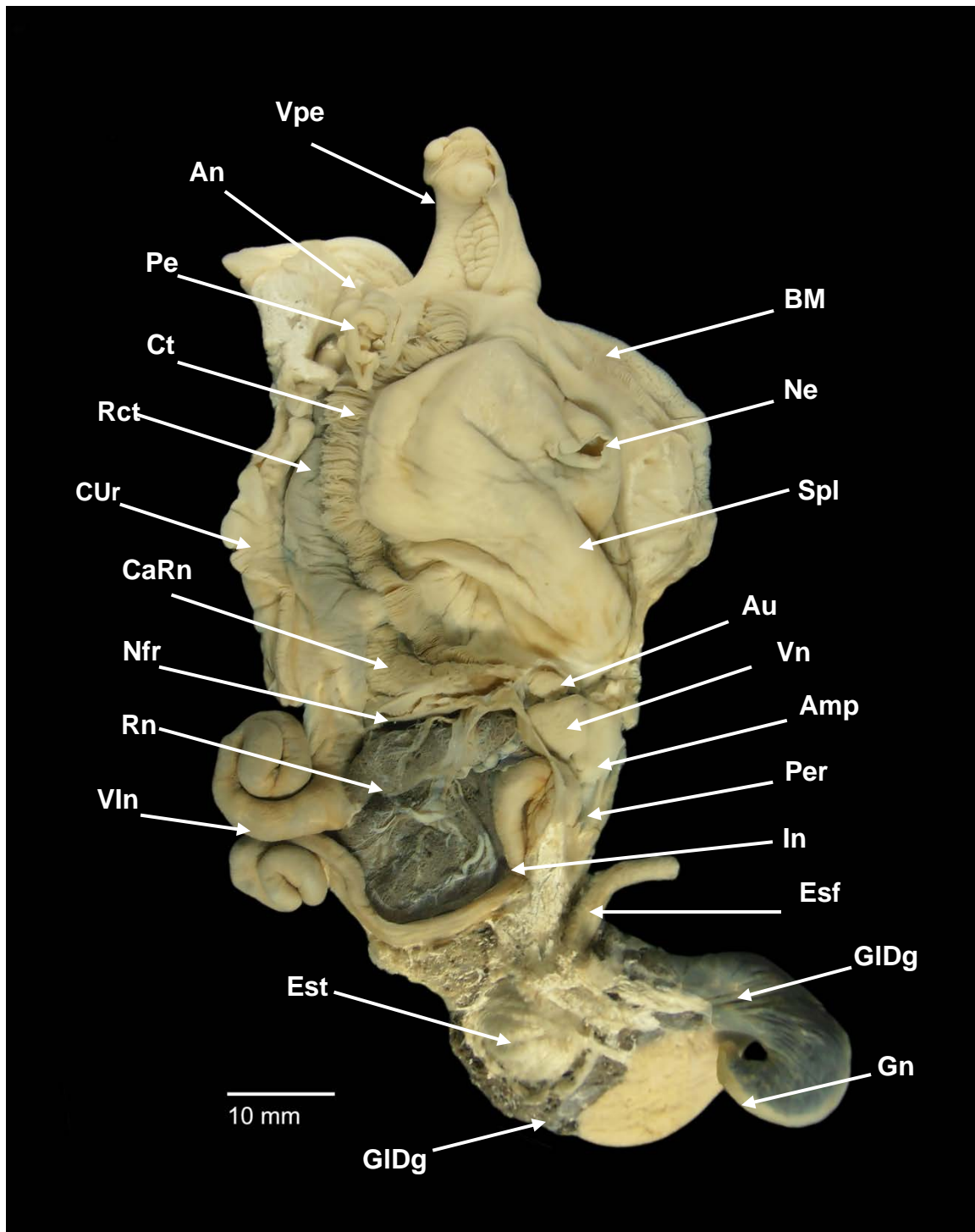
Para el análisis interno del tracto digestivo se hizo un corte longitudinal en el esófago para observar los divertículos esofágicos y el buche. En la región del estómago se realizó un corte longitudinal para ver su estructura interna, así como en la parte subsiguiente del intestino.

El tratamiento de la rádula fue realizado en el laboratorio de Sistemática Molecular y Filogeografía de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UNMSM. Para el análisis de la rádula (Ramírez, 1993; Geiger *et al.*, 2007), previamente fue necesario limpiarla adecuadamente sumergiéndola por unos segundos en una dilución de lejía comercial (1:3-1:5), y luego enjuagarla en agua destilada. Para eliminar cualquier residuo que aún quedara sobre los dientes se usó un sonicador Branson 2510; si luego de ello aún persistía el mucus sobre los dientes radulares, se volvía a la solución de lejía y se repetía el ciclo. La rádula limpia fue desplegada sobre una lámina portaobjetos cubierta por una laminilla en una placa petri con etanol al 95%, por una noche. Luego se montó sobre una cinta de carbón y un alfiler colocado transversalmente, y se dejó secar para finalmente metalizarla con oro para su observación y fotografiado en el Microscopio Electrónico de Barrido Fei Inspect S50 del Laboratorio de Equipamiento Especializado de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UNMSM.

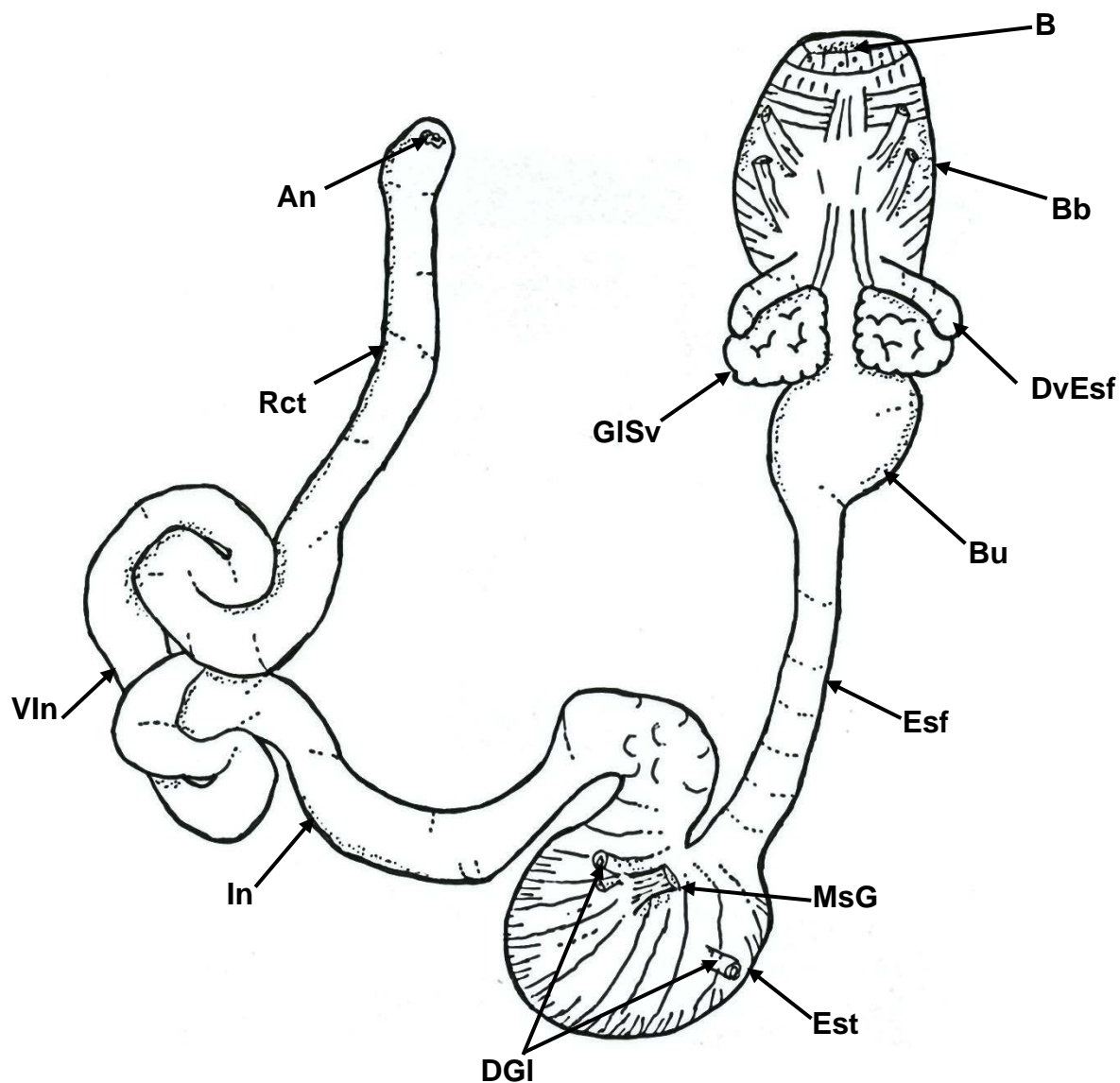




**Figura 3.** Esquema de la morfología externa de un caracol del género *Pomacea*. (A) Vista frontal. (B) Vista lateral izquierda, con pericardio descubierto para visualizar estructuras internas



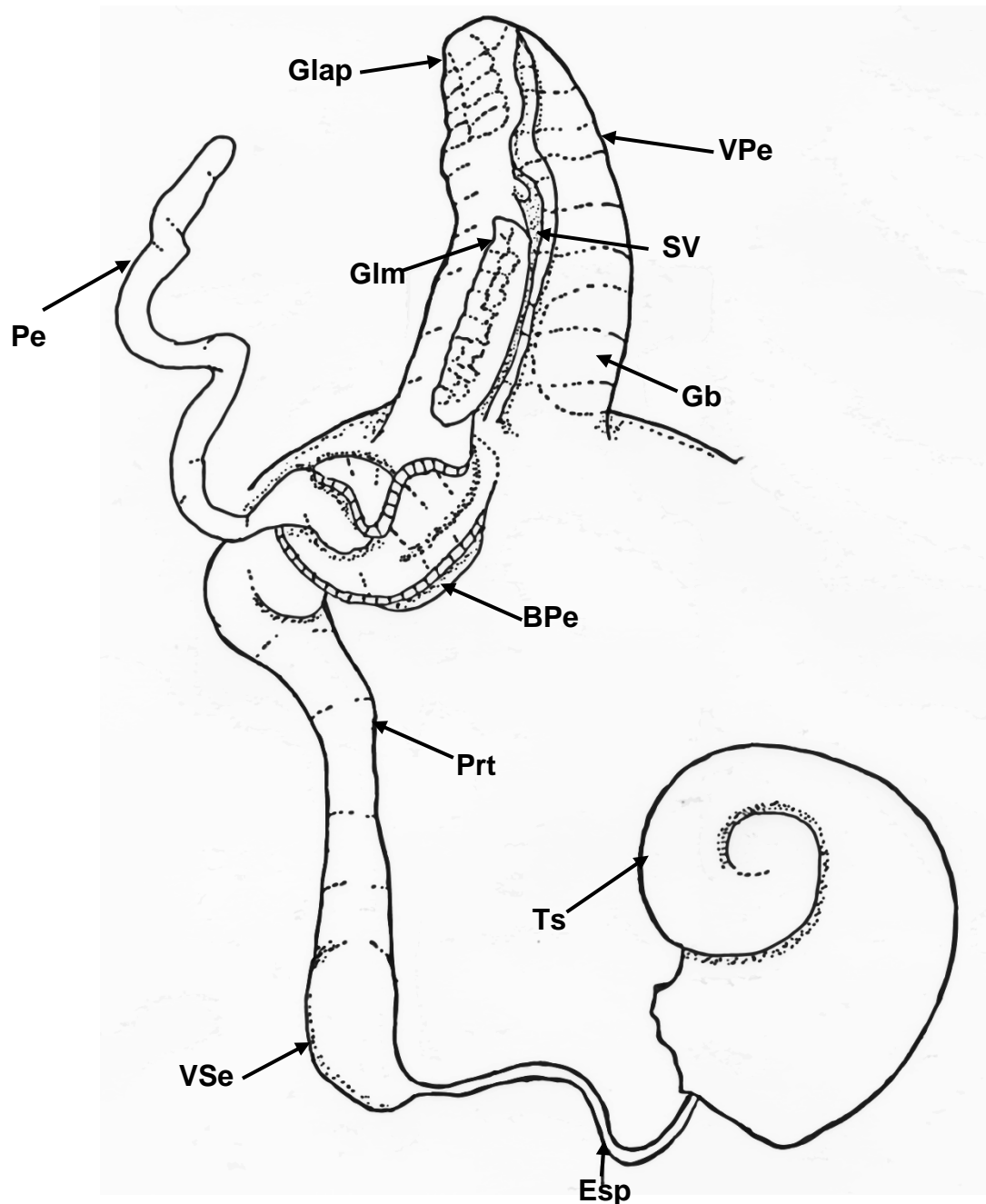
**Figura 4.** Cavity paleal y masa visceral de un macho de *Pomacea guyanensis* ligeramente distendida, vista ventral, vaina penial extendida, pared ventral de cámara pericárdica y renal removidas, vueltas intestinales separadas, glándula digestiva removida de región del estómago.



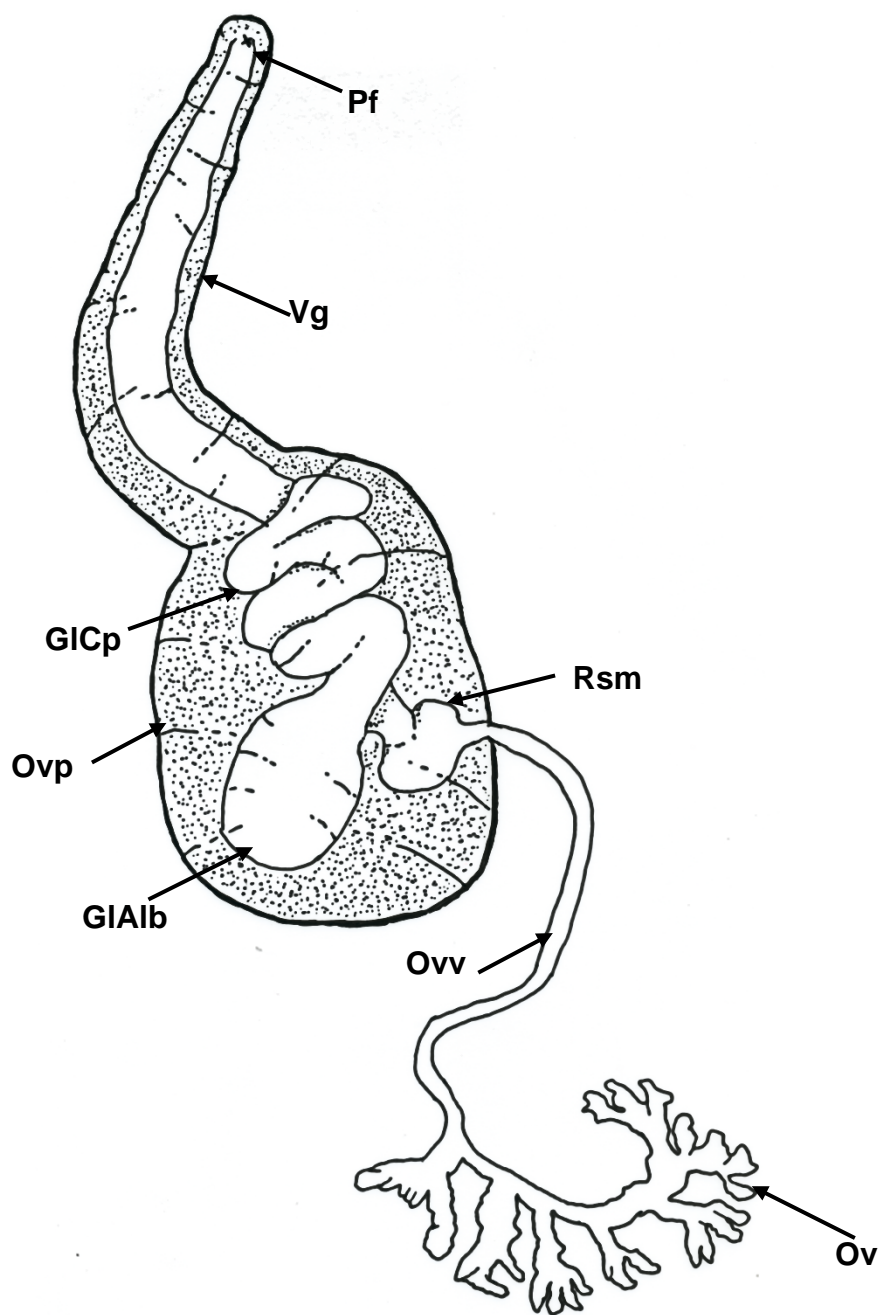
**Figura 5.** Diagrama del sistema digestivo de un caracol del género *Pomacea*.

Para el análisis del sistema reproductor fue necesario realizar otro plano de disección, además del general ya descrito. En los machos, las descripciones correspondieron a las estructuras de la vaina del pene así como las glándulas anexas, y el conducto que lleva al testículo (Figura 6). La bolsa del pene fue cortada para divisar su base, y el canal por donde pasa hacia la vaina penial. El canal urinario fue separado para observar la próstata y la

vesícula seminal. En las hembras, las partes glandulares del oviducto paleal fueron removidas para divisar los conductos y estructuras dentro de éste (Figura 7).



**Figura 6.** Diagrama del sistema reproductor masculino de un caracol del género *Pomacea*, donde se observa que el pene ha sido retirado de la bolsa penial.



**Figura 7.** Diagrama del sistema reproductor femenino de un caracol del género *Pomacea*

### **5.5 Manejo de datos**

Los datos obtenidos de los especímenes colectados, así como del material revisado del Departamento de Malacología y Carcinología del Museo de Historia Natural, fueron procesados en una base de datos en MS Access. Los datos correspondientes a las mediciones están en una base de datos de MS Excel. La bibliografía consultada sobre el proyecto fue almacenada y archivada con ayuda del programa EndNote X3.

### **5.6 Morfometría multivariada**

Se evaluaron caracteres conchológicos como el tamaño y forma de la concha. Las mediciones se realizaron con un calibrador Vernier con precisión de 0.02 mm. Entre ellas se tomaron en cuenta la longitud total, apertural y de la vuelta corporal; ancho total, apertural, lateral y de la espira, así como la proyección apertural (Figura 8A y 8B). Para realizar la discriminación de las especies de una manera objetiva, se recurrió a los análisis multivariados. Por un lado, haciendo el análisis considerando cada individuo independientemente, y por otro asignando previamente a cada individuo a una especie en particular (Rodríguez & Mora, 2001). Las mediciones de la concha permitieron visualizar diferencias entre morfotipos, y establecer qué variables puedan definir y diferenciar a los diferentes grupos existentes, esto gracias a que los análisis multivariados permiten trabajar con las 8 variables cuantitativas a la vez. Antes del análisis, se procedió a transformar a logaritmo las variables para acercarlas a la distribución normal, lo cual es necesario para llevar a cabo las pruebas paramétricas. Los datos de mediciones de las conchas fueron trabajados con el programa SPSS v.20 (IBM, 2011), con el cual se hallaron los estadísticos: media, mínimo, máximo y desviación estándar.

- **Análisis de componentes principales:** Es un método de reducción de variables. Consiste en la creación de nuevas variables, llamadas componentes principales, a partir de un grupo inicial de variables y representan una parte de la varianza de las

variables iniciales. Al realizar un gráfico bivariado de las componentes que contengan la mayor parte de la varianza, se podrá observar una mejor relación entre los individuos.

- Análisis de funciones discriminantes canónicas: El análisis discriminante permite, a partir de una variable dependiente cualitativa y un conjunto de una o más variables independientes cuantitativas, clasificar a los individuos de acuerdo a los grupos establecidos *a priori*.

### **5.7 Morfometría geométrica**

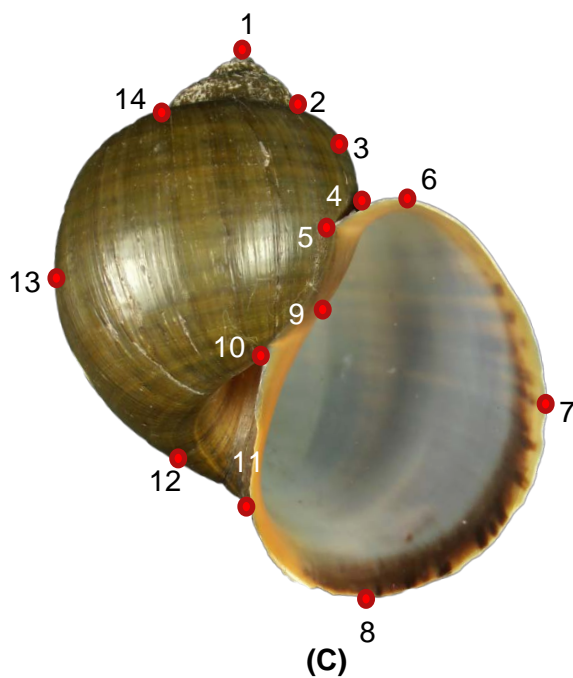
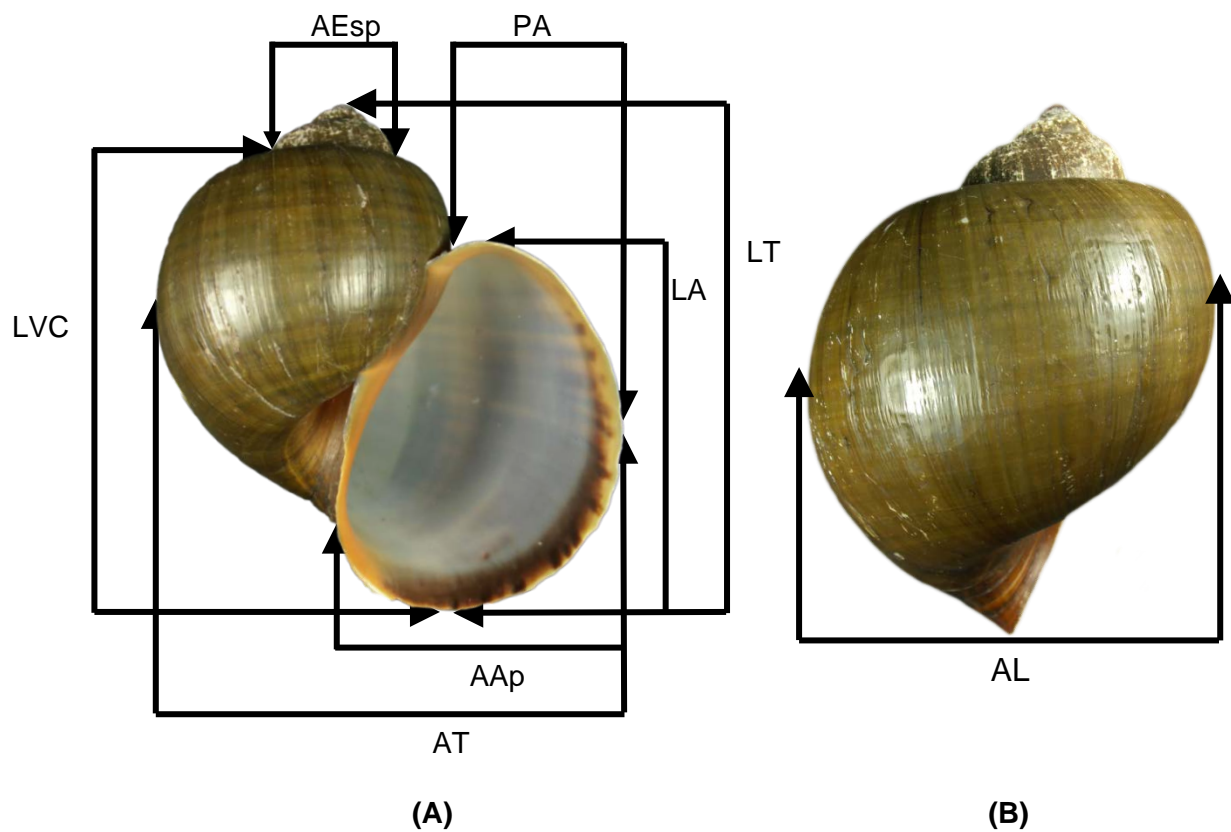
Mientras la morfometría clásica toma una serie de medidas cuantitativas, no se aprovechan los detalles de las formas, lo cual es mucho más necesario cuanto más parecidas son las formas de los organismos analizados. Con la morfometría geométrica es posible generar representaciones de las variaciones morfológicas de los individuos (Monteiro & Reis, 1999). Para esto, se tomó fotografías a las conchas de los individuos para su posterior digitalización y análisis. Los análisis de morfometría geométrica se realizaron por medio de *landmarks*, los cuales fueron digitalizados con el programa TpsDig ver. 2.16 (Rohlf, 2010). Los *landmarks* se tomaron en referencia a distintos trabajos en morfometría (Carvajal-Rodríguez *et al.*, 2005; Torres *et al.*, 2011; Cruz *et al.*, 2012). Los *landmarks* (LM) (Figura 8C) fueron: LM1, representado por el ápice de la concha; LM2, situado en la sutura del borde derecho en la vista frontal de la concha, perteneciente a la penúltima vuelta y LM4 en la sutura de la última vuelta, siendo LM3 un punto medio entre los dos anteriores; LM5 se encuentra en el final de la sutura; LM6 y LM8 en el punto más alto y bajo de la abertura respectivamente; LM7 y LM11 en el punto más externo e interno respectivamente de la abertura; LM10 es el punto donde se une el labio interior y la vuelta corporal, estando LM9 entre este último y LM5; LM13 es el punto más externo en la parte izquierda de la vuelta corporal, siendo LM12 el punto medio entre este y LM8, más cercano a LM5; y LM14 el punto al lado izquierdo de la vuelta corporal donde empieza la espira. Las coordenadas

fueron ingresadas al programa MorphoJ 1.05 (Klingenberg, 2011), realizándose antes un alineamiento de las coordenadas iniciales usando el método generalizado ortogonal Procrustes (Rohlf & Slice, 1990), el cual determina una configuración patrón, minimizando la suma de las distancias al cuadrado entre los *landmarks* homólogos de diferentes especímenes. Luego se genera una matriz de covarianza, la que permitirá realizar los análisis de componentes principales y de variación canónica.

### **5.8 Análisis de las distribuciones geográficas**

Las localidades de colecta y de otro material analizado fueron georeferenciadas. Se hicieron las consultas de información sobre los especímenes de las colecciones científicas y bibliografía a diferentes instituciones y museos del mundo. El material estudiado también incluyó especímenes de la Colección Científica del Departamento de Malacología y Carcinología del MHN-UNMSM. Con las coordenadas, las distribuciones fueron modeladas en mapas con ayuda del programa ArcGIS ver. 10 (ESRI, 2011), para obtener una proyección de la distribución de estos organismos en las zonas aledañas a Iquitos, así como en el Perú.

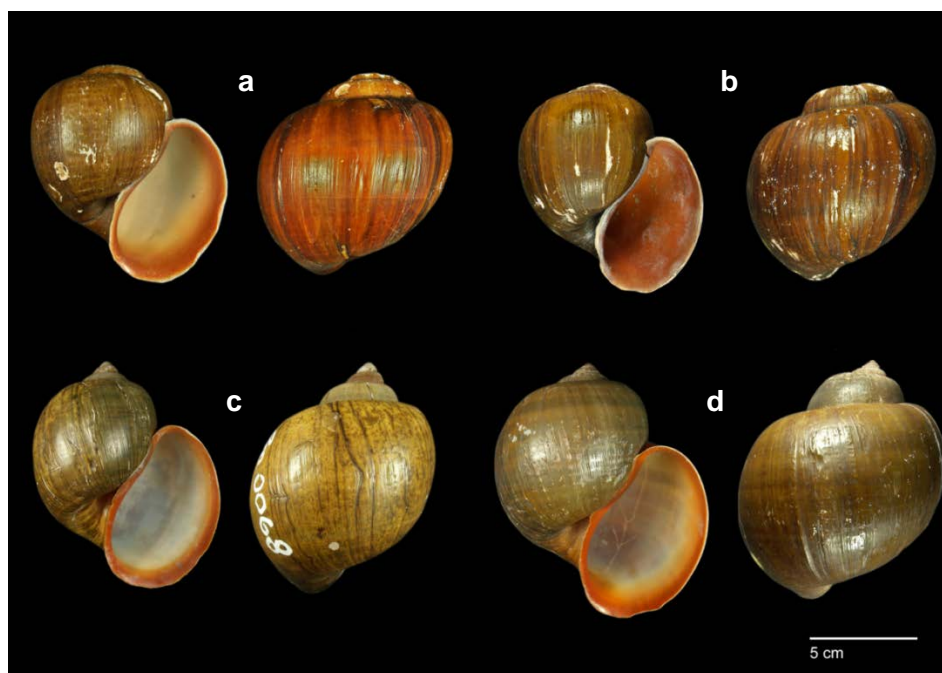




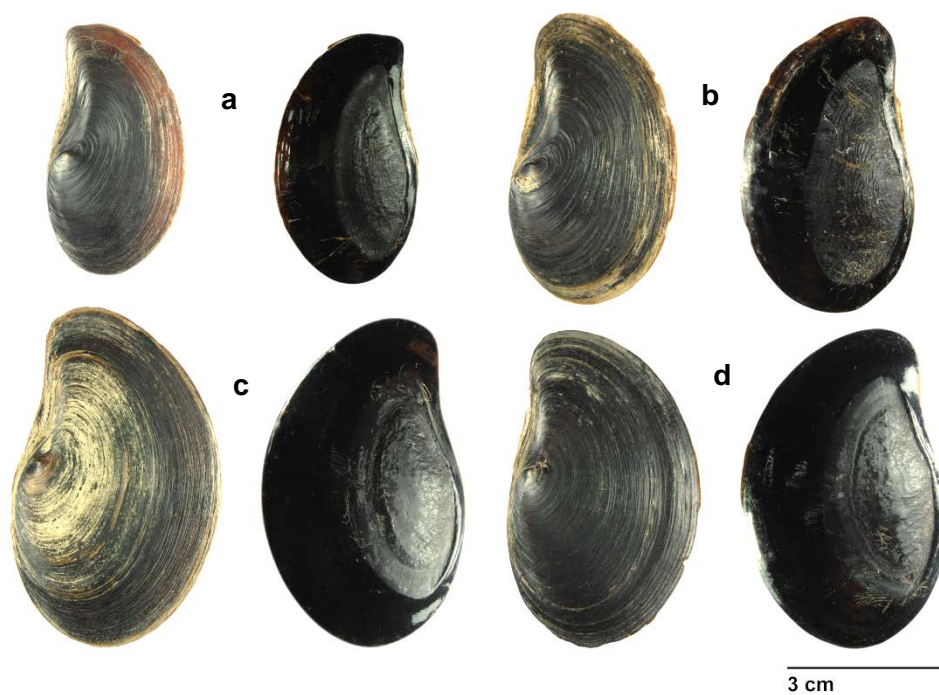
**Figura 8.** Imágenes de la concha de *Pomacea* aff. *amazonica* donde se muestran las variables utilizadas para los análisis. (A) Medidas en vista frontal. (B) Medidas en vista lateral. (C) Landmarks utilizados en el estudio.

## 6. Resultados

De acuerdo a las observaciones de la concha y análisis de la parte blanda, se determinaron cuatro especies del género *Pomacea*, dos de las cuales fueron encontradas siendo expandidas en los mercados de abastos de Iquitos. En el área de estudio fueron encontradas las siguientes especies: *Pomacea aulanieri* (Deville & Huppé, 1850), *Pomacea guyanensis* (Lamarck, 1822), *Pomacea* aff. *amazonica* (Reeve, 1856), y *Pomacea* sp. La diferenciación se hace en relación a patrones de forma y tamaño en cada una de las especies, y contrastadas con la morfología interna.

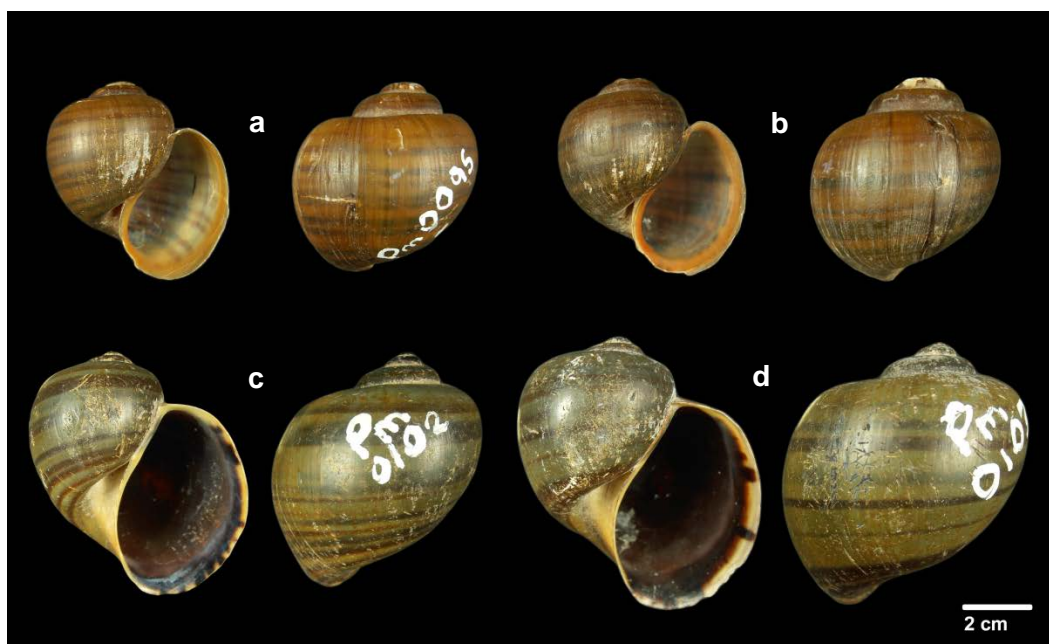


(A)

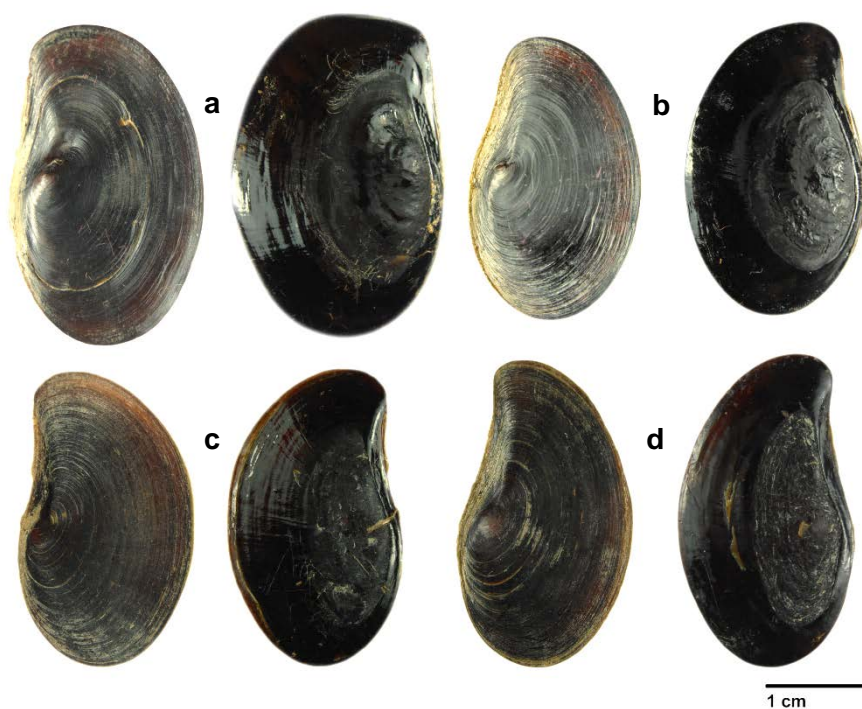


(B)

**Figura 9.** Conchas (A) en vistas frontal y dorsal y opérculos (B) de *Pomacea*: *Pomacea guyanensis* (a, b) y *Pomacea* aff. *amazonica* (c, d).



(A)



(B)

**Figura 10.** Conchas (A) en vistas frontal y dorsal y opérculos (B) de *Pomacea*: *Pomacea aulanieri* (a, b) y *Pomacea* sp. (c, d).

## **6.1 Redescrición de las especies**

### **Sistemática**

Familia Ampullariidae

Género *Pomacea* Perry, 1810

Especie tipo *Pomacea maculata* Perry, 1810

*Ampullaria* Lamarck, 1799:76 (Case 2996, ICZN,see (Cowie, 1997)).

*Pomacea* Perry, 1810:28.

*Ampullarius* Montfort, 1810:242.

#### **6.1.1 *Pomacea guyanensis* (Lamarck, 1822)**

*Ampullaria guyanensis* Lamarck, 1822: 176; Kobelt, 1915: 186, pl. 67, Figura 1; Alderson, 1925: 12, pl. 3, figs 4, 6 y pl. 4, figs 1-5; Mermod, 1952: 83, Figura 146.

*Ampullaria haemastoma* Reeve, 1856: pl. 7, fig 34

*Ampullaria erythrostoma* Reeve, 1856: pl. 13, fig 59

*Ampullaria nobilis* Reeve, 1856: pl. 2, fig 8

##### **6.1.1.1 Concha (Figura 9A; Tabla 4)**

Concha mediana a grande (75 a 100 mm), de aspecto globoso, sólida, con 2.28 mm de espesor cerca de la abertura. Con 4.5 a 6 vueltas. Espira ancha y poco elevada, sin canal sutural visible. Última vuelta corporal sumamente amplia. Apertura ovoide. Interior de color crema pálido, alcanzando un color ocre conforme se acerca al labio interno. Ombligo

estrecho y profundo. Periostraco de color marrón. Con bandas delgadas oscuras en disposición espiral.

**Tabla 4.** Estadísticos de las variables tomadas para *Pomacea guyanensis*

<b><i>Pomacea guyanensis</i> (n=17)</b>	<b>Min.</b>	<b>Max.</b>	<b>Media</b>	<b>D.E</b>
Longitud Total	67.16	110.68	85.53	10.15
Longitud Apertural	44.16	80.32	61.42	7.47
Longitud Vuelta Corporal	62.46	99.02	76.71	8.8
Ancho total	62.9	99.84	76.08	8.62
Ancho Apertural	29.74	55.26	40.65	5.52
Ancho de la Espira	24.34	37.78	29.43	3.81
Proyección Apertural	17.94	31.96	22.35	3.47
Ancho Lateral	56.52	85.06	65.25	7.35
Número de vueltas*	4.8	5.1	4.9	0.2

\*El número de vueltas no fue medido en todos los individuos por el deterioro del ápice.

#### **6.1.1.2 Opérculo (Figura 9B)**

Opérculo córneo, reniforme, siendo levemente alargado anteroposteriormente. Cubre los  $\frac{3}{4}$  de la abertura de la concha. Superficie externa con estrías concéntricas, alrededor del núcleo mesomarginal. Superficie interna lisa, con marca de inserción elíptica, ubicada en el margen central izquierdo, ocupando los  $\frac{3}{5}$  del área interna.

#### **6.1.1.3 Pie (Figura 11D)**

De color plomo oscuro. En la región cefálica superior se encuentran un par de tentáculos cefálicos largos, de base ancha, la cual va reduciendo el diámetro en la parte distal, y terminando en punta. En la base de cada tentáculo cefálico está ubicado un omatóforo de base corta y extremo distal redondeado, de  $\frac{1}{8}$  de largo con referencia a la longitud de los tentáculos. Ojos oscuros, en el extremo distal de los omatóforos. Probóscide de apariencia

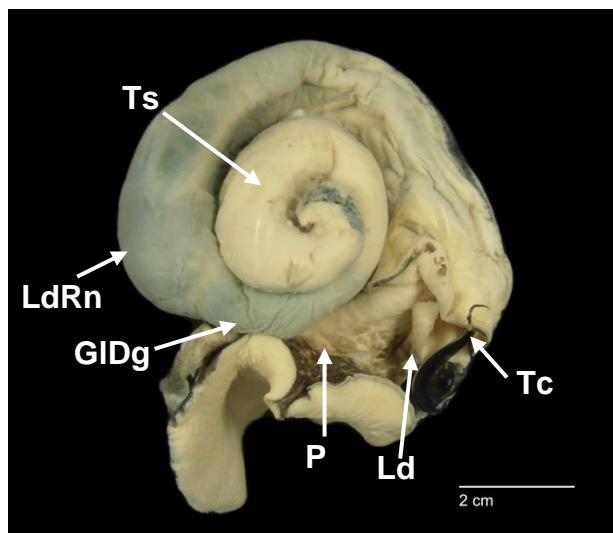
cilíndrica, con un par de palpos labiales ubicados en su extremo latero terminal, con un tercio de la longitud de los tentáculos cefálicos. Boca a manera de ojal en posición horizontal, en el área distal de la probóscide, y rodeada de pliegues. En la región latero-posterior cefálica, presenta dos lóbulos, el derecho, denominado lóbulo nugal (Hayes *et al.*, 2012) es ancho y corto; el lóbulo izquierdo es 3 veces más largo que el anterior, y sus extremos se pliegan dorsalmente a modo de sifón. Pie aplanado dorsoventralmente, con región opercular ancha en la parte posterior dorsal. Debajo de la probóscide, existe un pliegue glandular, con finos bordes, que ocupa todo el margen anterior pedal. Músculo columelar de ancha base, sosteniendo gran parte de los órganos del manto; es corto y abarca un sexto de la vuelta corporal.

#### **6.1.1.4 Cavity paleal (Figuras 4 y 36b)**

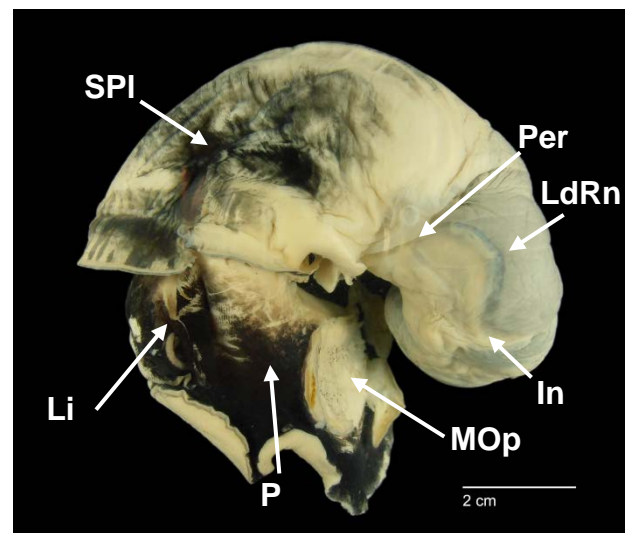
Borde del manto grueso y con ondulaciones. Cavity paleal ocupa casi la mitad de la vuelta corporal. Posterior al borde, en el lado derecho de la cavity, se encuentra el osfradio (Figura 36b) de forma elíptica, y compuesto por un filamento longitudinal y sobre éste, pequeños filamentos transversales dispuestos de manera alternada en cada lado. La elevación de los filamentos va decreciendo hacia la izquierda a partir de la región media y alcanza la tercera parte de la altura inicial. La base del osfradio, originada cerca al borde del manto, es gruesa y está ligeramente elevada. El saco pulmonar ocupa los 3/5 de la cavity paleal, con paredes musculares, internamente presenta paredes altamente vascularizadas. Neumostoma posterior al osfradio, con márgenes musculares. En el lado lateral derecho del saco pulmonar se encuentra la hilera ctenidial, ubicada desde el borde del manto, recorre el margen derecho del saco, alcanzando la región de la cavity del manto cerca al pericardio. Vena ctenidial entre ctenidio y saco pulmonar, aumentando su grosor cerca de la región pericárdica. Cada filamento ctenidial es de forma triangular, con el extremo ligeramente curvo a la derecha. El recto está en posición lateral a la hilera ctenidial. En la región posterior de la cavity paleal, entre la hilera ctenidial se encuentra el área



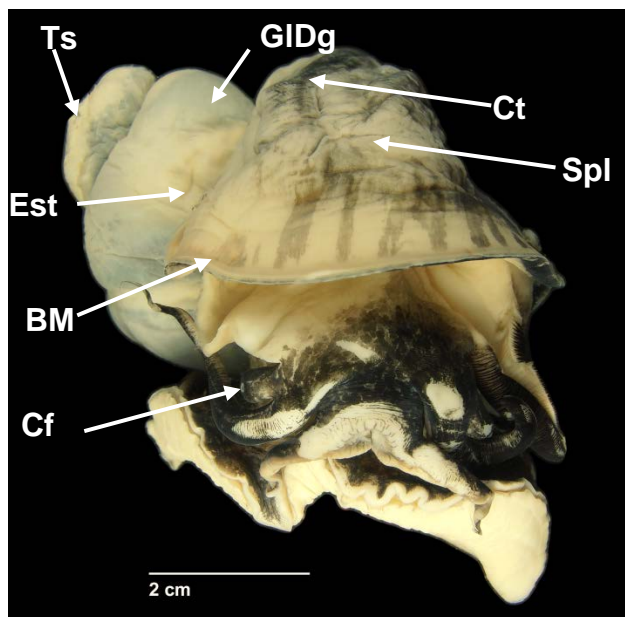
perteneciente a la cámara anterior del riñón, y por encima de éste, el nefrostoma. Gonoducto paralelo al recto, y sobre éste, se encuentra el canal urinario. Región anterior a hilera ctenidial, en machos, está ocupada por la vaina del pene. En las hembras, se observa una porción abultada en la región anterior izquierda, que corresponde a una parte del oviducto paleal.



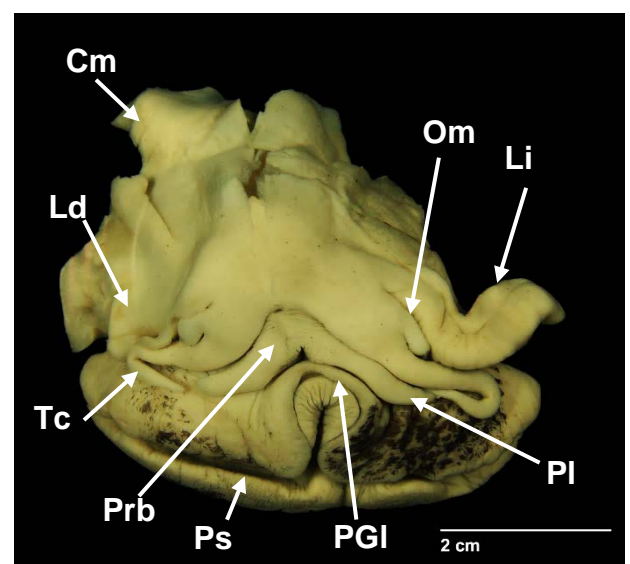
(A)



(B)



(C)



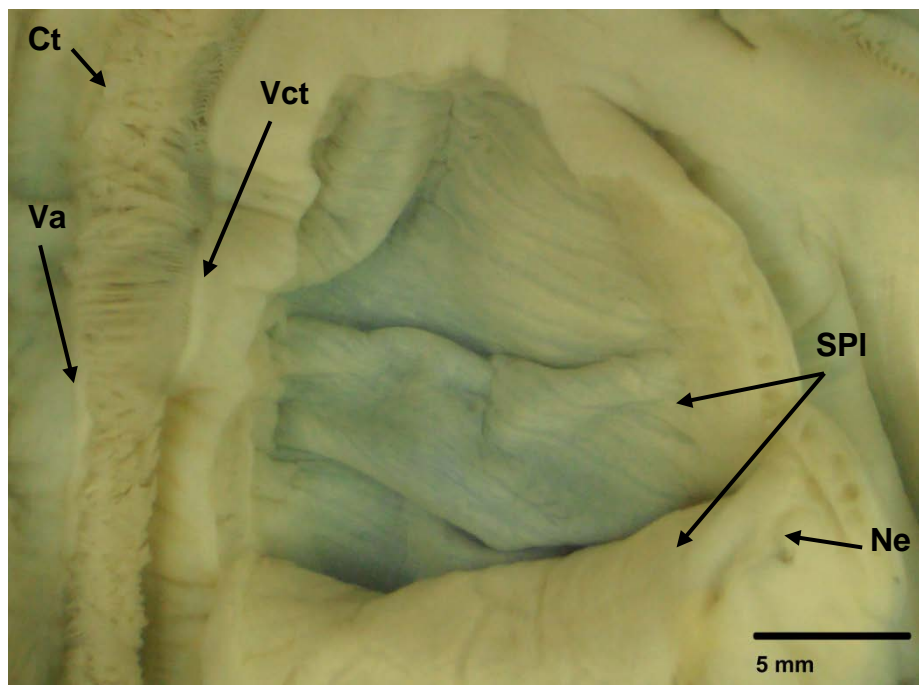
(D)

**Figura 11.** Morfología externa de la parte blanda de *Pomacea guyanensis* con el opérculo removido. (A) Vista lateral derecha. (B) Vista lateral izquierda. (C) Vista frontal. (D) Vista frontal del pie, con región visceral seccionada.

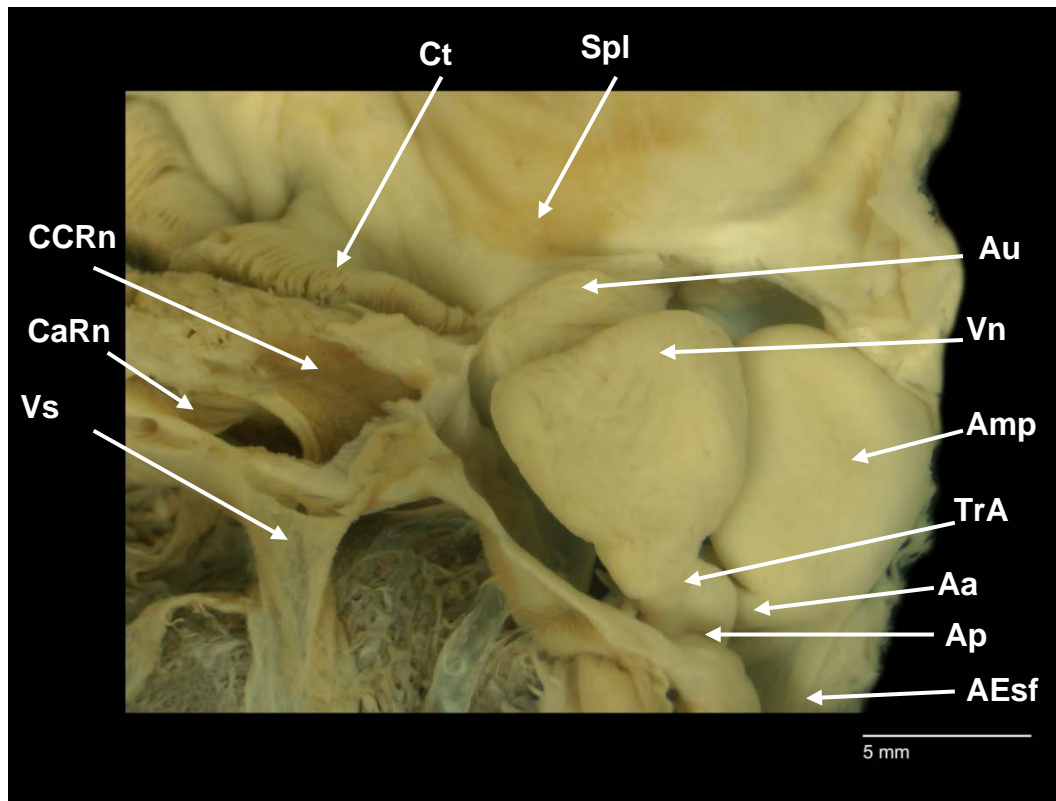


#### 6.1.1.5 Sistemas circulatorio y excretor (Figuras 12 – 14)

Vaso aferente ctenidial entre recto e hilera ctenidial. (Figura 12) En la parte anterior de la hilera, el vaso aferente se curva a la derecha, atraviesa la hilera y entra al saco pulmonar. Vena ctenidial, drena vasos del saco pulmonar y recorre longitudinalmente el margen derecho de la hilera ctenidial. Al término de la hilera ctenidial en la región posterior de la cavidad paleal la vena ctenidial se hace más gruesa y entra a la cavidad pericárdica (Figura 13), ubicada de la región posterior izquierda de la cavidad paleal. Vena ctenidial se conecta con la aurícula, la cual es corta y de paredes delgadas. Posterior a ésta le sigue el ventrículo, de paredes más gruesas que la aurícula, de forma esférica. De la región posterior del ventrículo nace el tronco arterioso, el cual se bifurca para formar la aorta posterior y la aorta anterior. La aorta anterior se conecta a una estructura esférica y de superficie externa lisa, que es la ampolla. De la ampolla, continúa la aorta anterior, que se dirige hacia la región anterior del cuerpo. En la región posterior de la ampolla nace un vaso, que es la arteria esofágica.



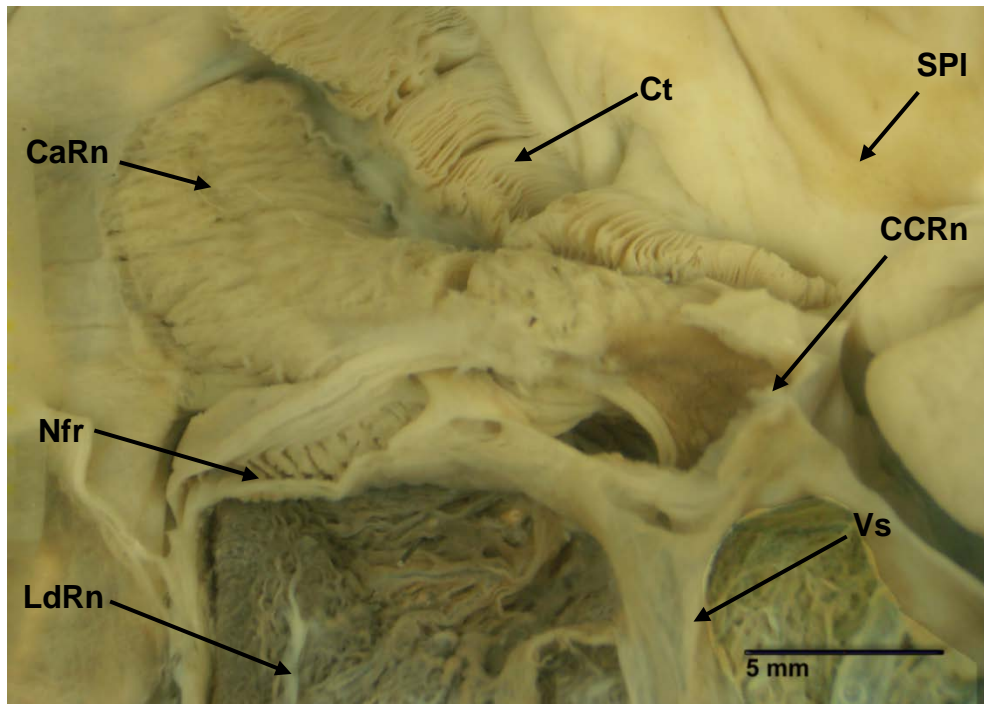
**Figura 12.** Cavidad paleal de *Pomacea guyanensis*, con saco pulmonar en detalle. Pared ventral seccionada y abierta



**Figura 13.** Cámara pericárdica de *Pomacea guyanensis* en detalle, con pared ventral removida y estructuras adyacentes.

Cavidad renal (Figura 14) amplia ocupando media vuelta corporal, ubicada posterior a la cavidad paleal, formada a su vez por dos cámaras. Cámara posterior unida en su margen izquierdo al mesenterio, y éste a su vez unido a la porción terminal del intestino, el cual da varias vueltas en la cámara posterior. En la pared dorsal de la cámara posterior (Figura 37b), se encuentra un lóbulo renal ligeramente cóncavo y altamente vascularizado, curvo hacia la izquierda, con extremo posterior romo. Cámara anterior está conectada a la cámara posterior por un ducto ubicado en la izquierda de esta última. Cámara anterior elongada transversalmente, y en cuyo interior se encuentran dos series de septos, siendo los anteriores más anchos y largos que los posteriores. En el área derecha posterior a la cámara anterior se encuentra un orificio alargado transversalmente que es el nefrostoma, y en su interior se observan los septos anteriores. Este nefrostoma se abre hacia la cavidad del manto, y a corta distancia de este se observa un tabique longitudinal que se origina en el

techo de la misma cavidad y está por encima del gonoducto, finalizando cerca a la parte derecha del borde del manto.



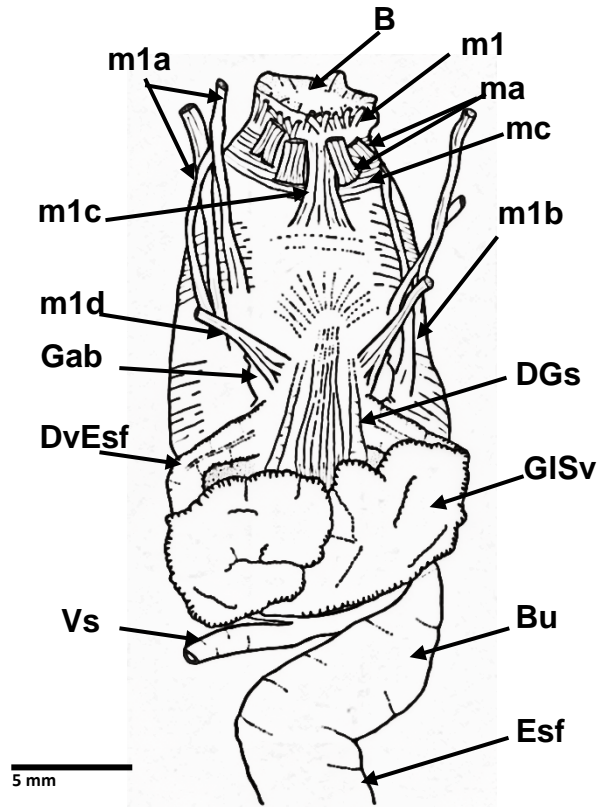
**Figura 14.** Vista ventral de la cámara anterior del riñón de *Pomacea guyanensis*, con estructuras adyacentes. Paredes ventrales removidas.

#### 6.1.1.6 Sistema digestivo (Figuras 15 – 22 y 38)

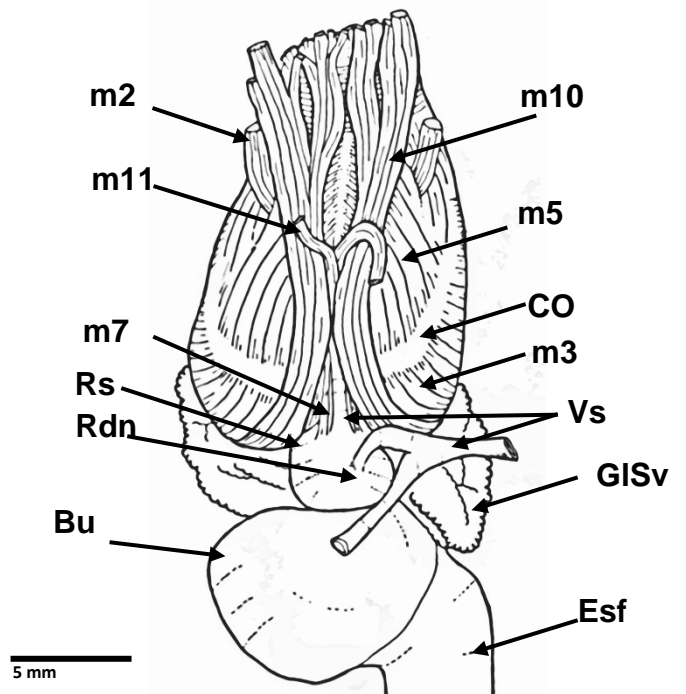
Bulbo bucal piriforme, ocupando gran parte de la cavidad interna cefálica. Alrededor de la base de la boca, existen pequeñas fibras musculares longitudinales que son dilatores circundantes bucales (m1), que conectan a la masa bucal con la cavidad de la probóscide. Bajo estas fibras existe un anillo muscular que envuelve la región anterior del bulbo, que es el esfínter bucal (mc), el cual disminuye su grosor en la superficie dorsal. Lateralmente llegan a insertarse bajo el esfínter un par de músculos yugales anteriores (mj), los cuales nacen en la superficie dorsal del cartílago del odontóforo. Perpendicular al esfínter, en la parte media de la superficie dorsal, se encuentra el músculo protractor predorsal (m1c), el cual es delgado y está insertado en el primer tercio del bulbo. A los lados de este músculo, emergiendo del esfínter bucal, se encuentran dos pares de músculos abductores bucales (ma). En el tercio anterior del bulbo, a los lados de la línea media se observan 2 fibras

musculares pertenecientes al protractor predorsolateral (m1a). En el área posterior, paralelo a éstos, se encuentran el par de músculos pertenecientes a los protractores postdorsolateral (m1b), y en el margen externo de éstos un par de ganglios bucales. En el margen interno de estos ganglios, existen 6 fibras musculares que se unen para formar el protractor postdorsal (m1d), que recorren perpendicularmente a los músculos mencionados anteriormente. (Figura 15A). Paralelos a la línea media dorsal, en la parte media del bulbo, existen 5 a 6 pares de delgadas fibras musculares, que son los protractores mediodorsales (m1e) (Figura 16A). (Figura 15B) En la cara ventral del bulbo, recorren longitudinalmente desde la región basal un par de gruesas fibras musculares, que son los protractores postventrales (m10), que se originan en la boca, y se insertan en la región ventrolateral del bulbo. En la parte media lateral del bulbo, aparecen un par de gruesas fibras musculares, que son los aductores mandibulares (m2), los cuales se insertan en las fibras del protractor infraventral del odontóforo (m5). Este último, se origina en la superficie ventral externa del cartílago del odontóforo, en su región media, y va disminuyendo su diámetro en la parte anterior, cubriendo la cara dorsal del cartílago del odontóforo y llegando a insertarse cerca al saco de la rádula. En la superficie ventral del cartílago del odontóforo se distinguen otros dos músculos: El yugal posterior (m3), que es un músculo sumamente delgado, ubicado en la parte posterior del bulbo bucal, extiende sus fibras hasta la parte anterior del saco radular. Se observa también una parte del tensor supralateral de la rádula (m4) sujeta al extremo laterodistal del cartílago del odontóforo, que está al lado de los yugales anteriores y posteriores, insertando sus fibras por debajo de este último. (Figura 17A y 17B) El m4 cubre las regiones lateral y ventral del cartílago del odontóforo. Nace de la superficie posterior interna del cartílago del odontóforo, recorriendo en diagonal el cartílago. Una parte del músculo se inserta en el cartílago secundario del odontóforo, otra en la membrana subradular, y un conjunto de fibras se inserta en la superficie opuesta del cartílago de donde nace. Par de cartílagos del odontóforo, aplanados y elípticos, posicionados en la región media dorsal del odontóforo. Cartílagos secundarios, pequeños y elípticos, posicionados en la parte anterior dorsal. Membrana subradular en la superficie de la cinta radular y el

cartílago subradular, sujeta en su región lateral a gran parte del tensor supralateral de la rádula. Anterior a esta membrana, se encuentra una región abultada, proyectada hacia la boca, que es el órgano subradular. En la parte posterior del cartílago del odontóforo, seguido al tensor supralateral, se ve la porción interna del protractor infraventral del odontóforo, músculo que ha sido detallado previamente. Entre los dos cartílagos, se observa un músculo con fibras horizontales, que se inserta en la cara media ventral de estas estructuras, el tensor infraventral del cartílago (m6). La parte superior media de este músculo también está insertada en la membrana subradular. (Figura 16B) Dorsalmente, en la región posterior, a la altura del saco de la rádula, se observan 2 pares de fibras en diagonal, originándose en esta misma estructura. Ambas fibras son los tensores dorsales medios (m9), siendo la anterior del doble de ancho que la posterior, conectándose a la membrana subradular y a la superficie del tensor supralateral de la rádula respectivamente. (Figura 17A y 17B) Ventralmente, en la región posterior, se observa el saco de la rádula, que es piriforme y corto, y de cuyos extremos proximal y distal nacen 2 vasos sanguíneos. En la cara ventral del saco se encuentran un par de delgadas fibras musculares, que son los suspensores inferiores (m7), los cuales se insertan en el margen interior ventral de los cartílagos, en su región posterior. Por debajo del tensor infralateral del cartílago, en la membrana subradular, se encuentran insertadas dos fibras musculares, los tensores de la membrana subradular (m11), las cuales salen a través de la superficie ventral media del odontóforo. En la cara ventral del cartílago del odontóforo, en la región anterior, se encuentra un músculo tensor lateral (m12), el cual se inserta en la región anterior del cartílago secundario. En esta misma cara del cartílago, en el área anterior media se origina el flexor del cartílago (m14), el cual pasa a través del tensor infraventral del cartílago y se inserta en la parte media del margen externo, en la cara dorsal del mismo cartílago. Retirando el odontóforo, se observa la parte inicial del tracto alimentario, el cual después de la boca, continúa con dos mandíbulas quitinosas de forma trapezoidal (Figura 20), unidas por su parte lateral interna. Anterior a esta unión, las mandíbulas presentan un margen aserrado.



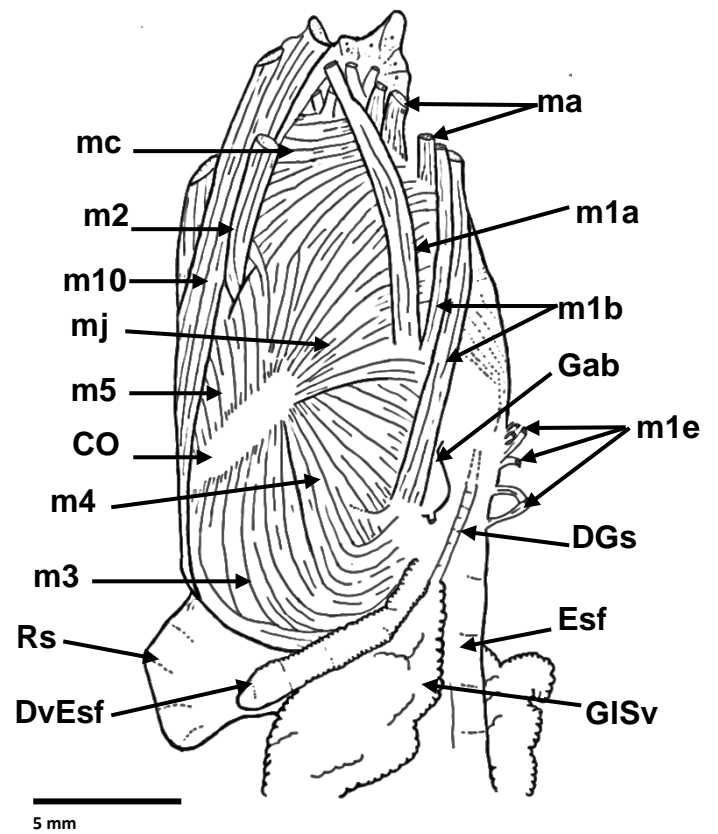
(A)



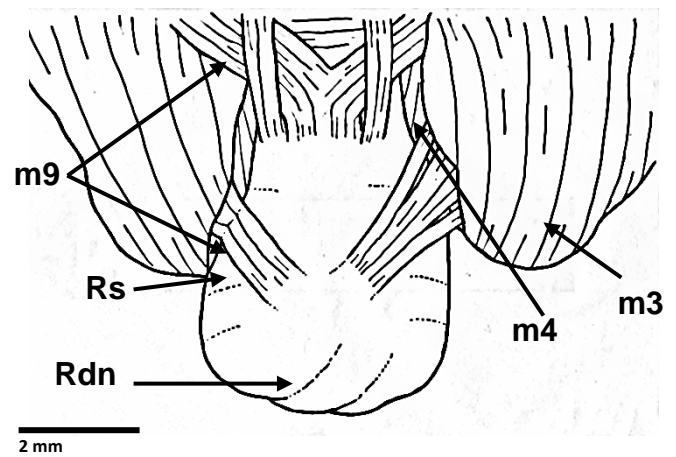
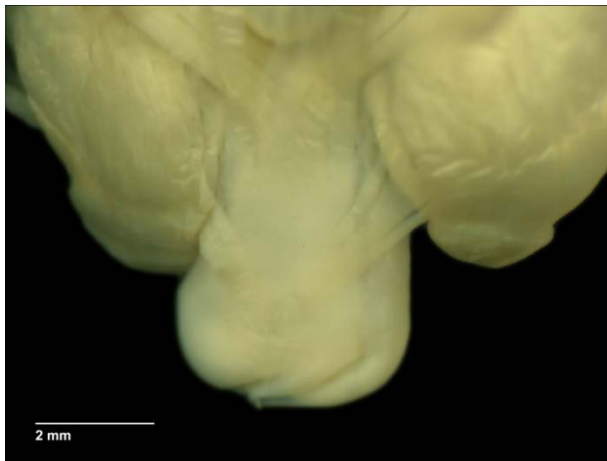
(B)

**Figura 15.** Parte anterior del tracto digestivo de *Pomacea guyanensis*. (A) Masa bucal, vista dorsal (B) Misma estructura, en vista ventral.



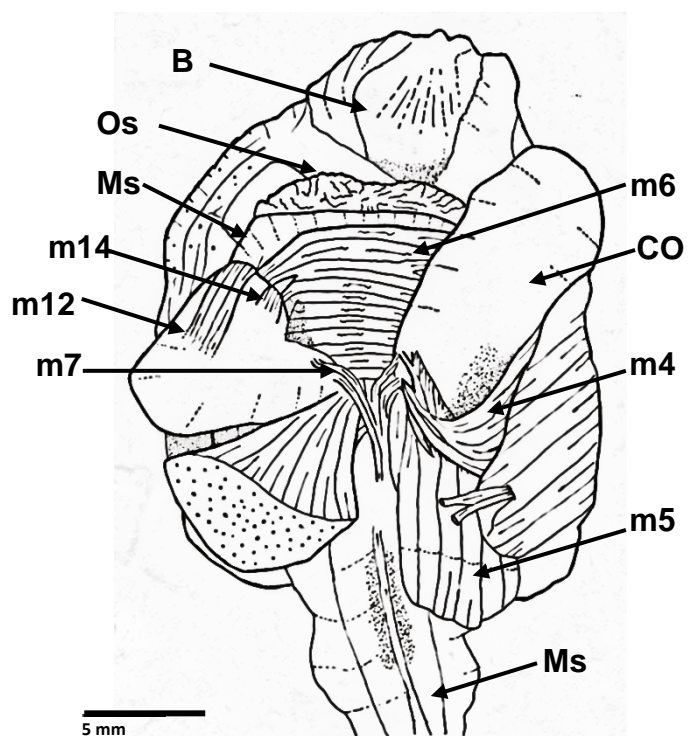
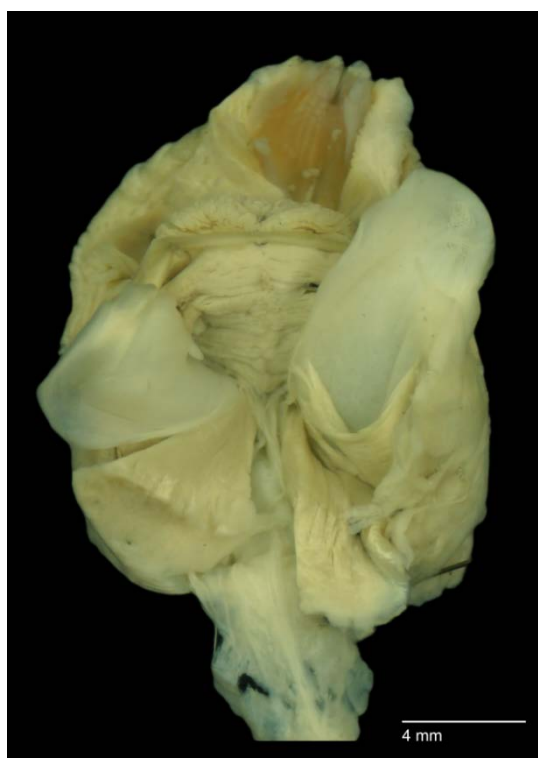


(A)

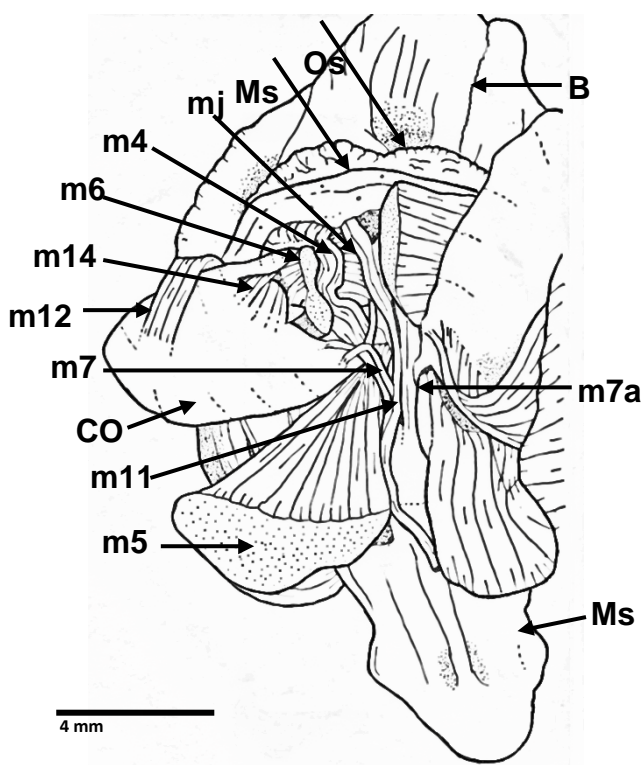
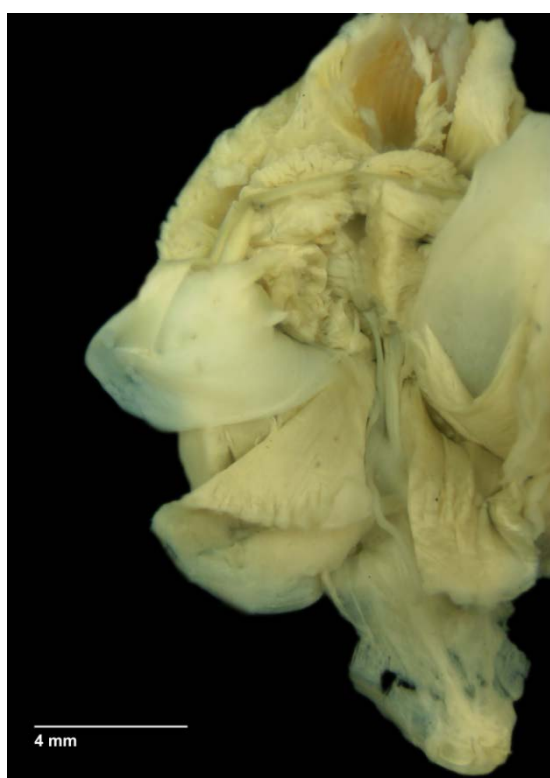


(B)

**Figura 16.** Parte anterior del tracto digestivo de *Pomacea guyanensis* (A). Masa bucal en vista lateral izquierda. (B) Región posterior del bulbo bucal, en vista dorsal.



(A)

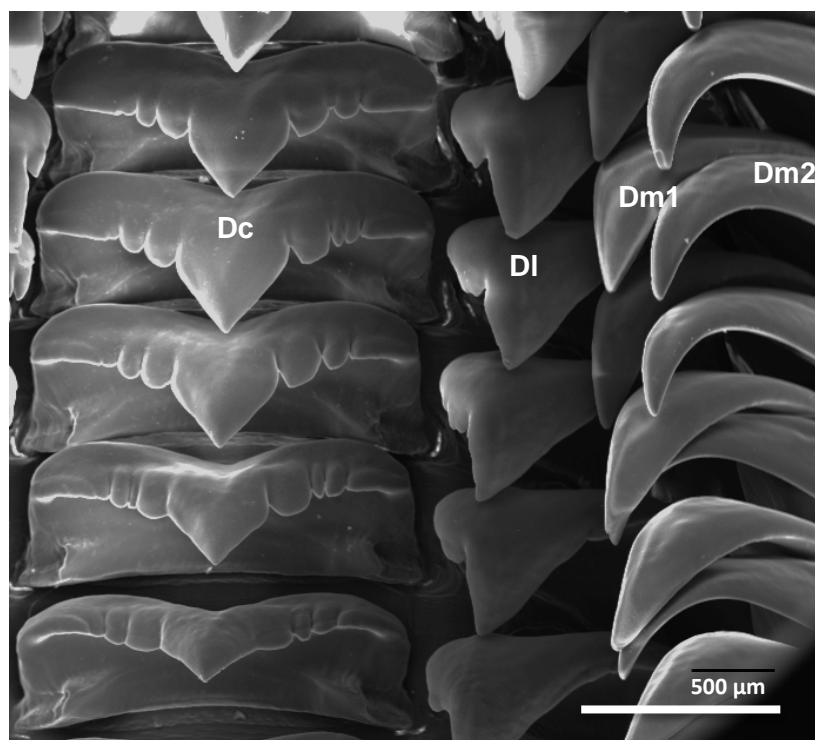


(B)

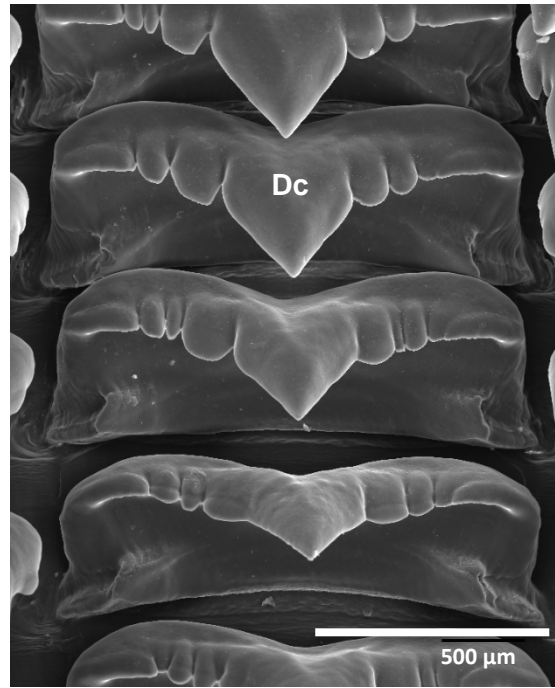
**Figura 17.** Bulbo bucal de *Pomacea guyanensis*, vista ventral, con rádula retirada (A) Cartílagos del odontóforo y protractor infraventral del odontóforo apartados. (B) Misma estructura, con tensor infraventral del cartílago seccionado.



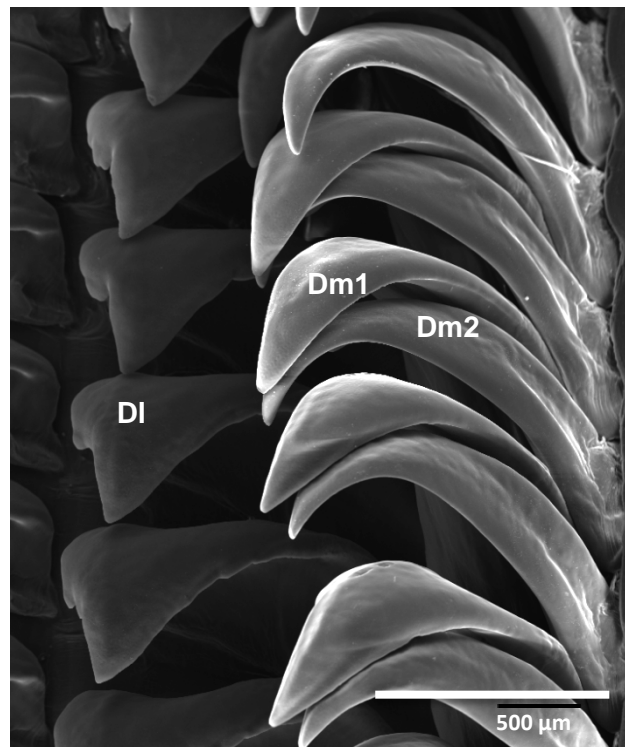
(Figura 18) Rádula tenioglosa. (Figura 19) Diente central rectangular, con base y márgenes laterales ligeramente cóncavos. Cúspide central triangular. Con 4 cúspides laterales redondeadas, de un tercio de alto de la cúspide central. Marcas de articulación en los márgenes laterales inferiores. Dientes laterales con región apical curva hacia los dientes centrales. Cúspide central triangular, con una cúspide pequeña en el margen lateral interno y el borde ligeramente aserrado en el margen lateral externo. Par de dientes marginales delgados y elongados, con una sola cúspide triangular



**Figura 18.** Rádula de *Pomacea guyanensis*, donde se observa los dientes centrales y los laterales y marginales del área derecha.

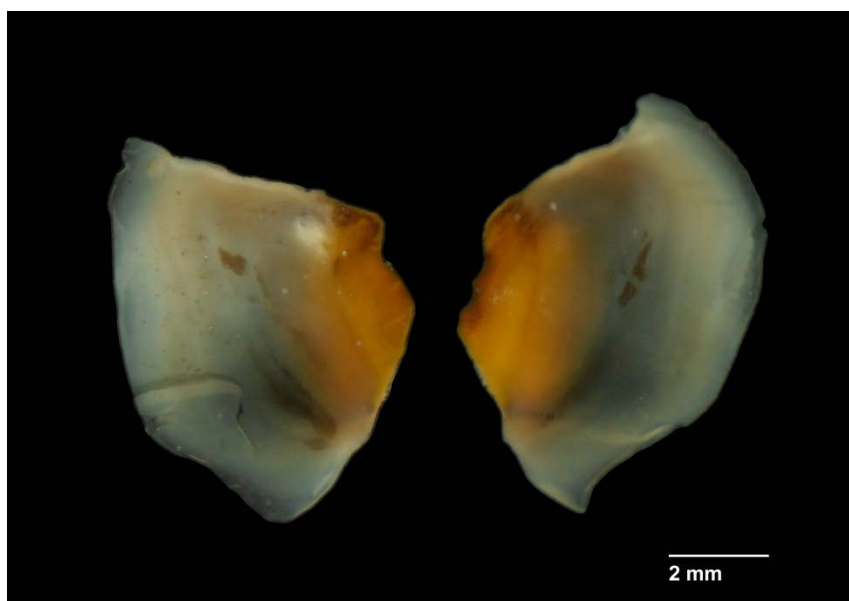


(A)



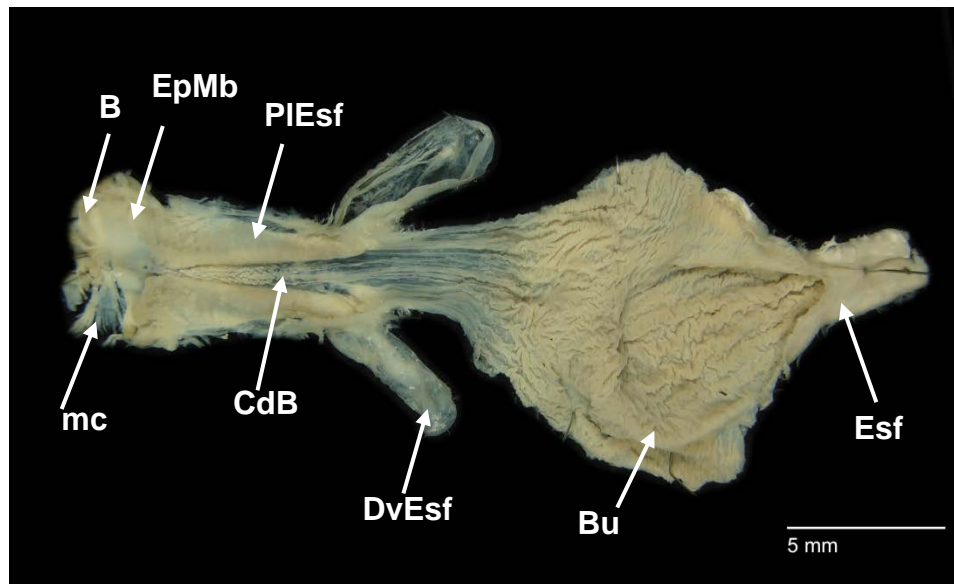
(B)

**Figura 19.** Morfología radular de *Pomacea guyanensis* (A) Dientes centrales (B) Dientes laterales y marginales



**Figura 20.** Mandíbulas de *Pomacea guyanensis*

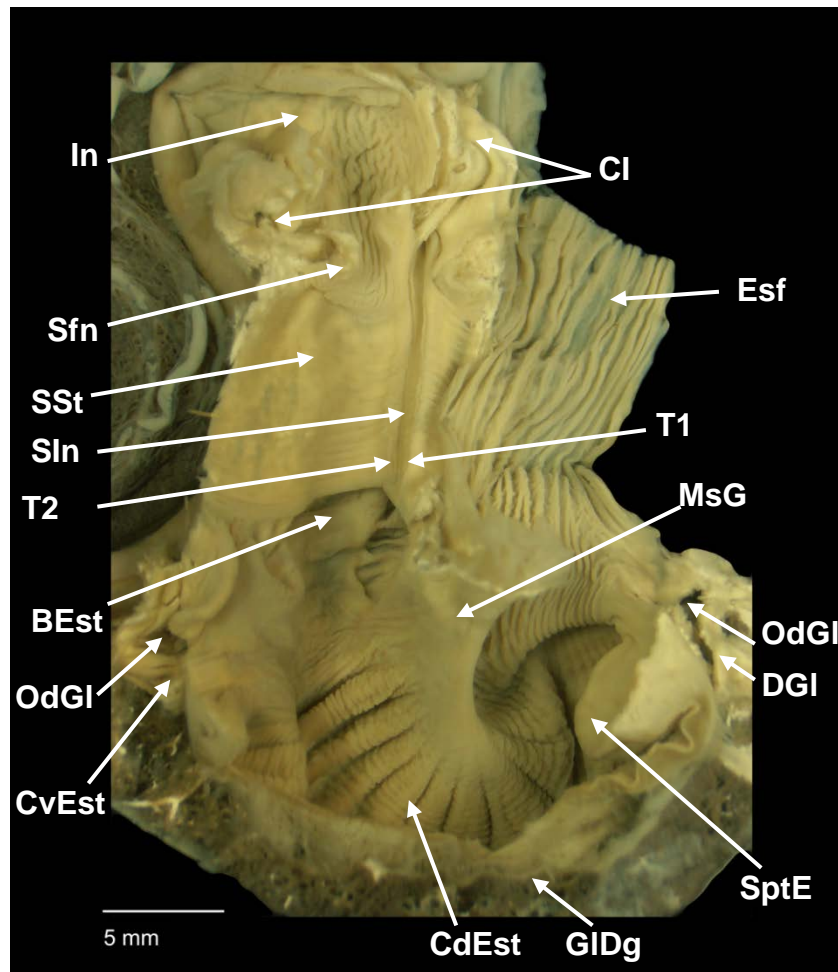
Continúa al bulbo bucal, en su parte interna dorsal, dos plegamientos longitudinales (Figura 21) que poseen a su vez pequeños pliegues sobre su superficie, entre los cuales existe una depresión que se extiende a lo largo de este espacio, y que es la cámara dorsal de la masa bucal. Luego de estos pliegues, lateral al esófago, existen dos divertículos esofágicos delgados (Figura 38b) y cortos. Parte de los pliegues longitudinales se introduce dentro de éstos, ocupando aproximadamente la mitad de los divertículos, siendo la superficie restante lisa. Posterior a estas estructuras, se encuentran dos glándulas salivales alveoladas y compactas, laterales al tubo digestivo. De la región anterior dorsal se originan de cada glándula un conducto delgado, el cual se inserta dentro del epitelio de la cara dorsal del bulbo y finaliza en la región anterior de los plegamientos longitudinales. Después de los divertículos, el esófago se ensancha y forma el buche, el cual está abultado lateralmente a la derecha. En esta región, el esófago presenta pliegues musculares internos gruesos longitudinales a lo largo de toda su extensión.



**Figura 21.** Parte anterior del tracto digestivo de *Pomacea guyanensis*, vista dorsal, con odontóforo removido. Esófago y divertículo esofágico derecho abiertos.

El esófago sale de la cavidad del pie e ingresa a la región visceral, donde penetra la base de la glándula digestiva, la cual es de color marrón verdusco. Aquí, los pliegues internos del esófago se van haciendo más numerosos, a la vez que los músculos de la estructura se van engrosando, y después del cual se encuentra el estómago (Figura 22). Esta estructura esferoide posee paredes anchas y musculares. Músculo gástrico ancho y grueso, se origina en la pared ventral del estómago y se eleva hacia el techo de este, donde se inserta en el manto, cercano a la región columelar. Estómago dividido en una cámara dorsal y ventral, por un septo que nace de la primera cámara. La cámara ventral es de la mitad de tamaño de la dorsal, y tiene en su superficie ventral dos ductos de la glándula digestiva, los cuales presentan ramificaciones dentro de ésta. Las paredes de la cámara dorsal son de mayor grosor que la ventral, y poseen una serie de pliegues transversales. Posterior a la cámara dorsal, existe una pequeña depresión donde están localizadas dos bolsas estomacales, siendo la posterior de mayor tamaño que la anterior. Ambas bolsas están divididas en su interior por septos. Posterior a esta bolsa, se inicia un surco intestinal, en cuyos márgenes izquierdo y derecho se observa el tiflosol mayor y el menor respectivamente. En su inicio, el

tiflosol mayor es distinguible por presentar un pequeño doblez en el inicio. En esta parte del estómago, se observan unos leves pliegues transversales. Esta porción del estómago recibe el nombre de saco del estilo. Al final de esta región se forma un esfínter desarrollado. La parte distal del surco intestinal se curva ligeramente hacia la derecha y forma un ciego que bordea el esfínter. La transición de estómago a intestino se observa en el cambio de una superficie epitelial interna con pliegues irregulares hacia una lisa. El intestino da vuelta en U y bordea la cavidad renal, para ingresar por el margen izquierdo. Dentro de la cavidad renal el intestino da varias vueltas en U y sale por el margen izquierdo de la cavidad, donde continúa el recto. Éste recorre longitudinalmente el margen izquierdo de la cavidad del manto, al lado del canal urinario y la línea ctenidial, y termina en la papila rectal, ubicada cerca al lóbulo izquierdo del manto.



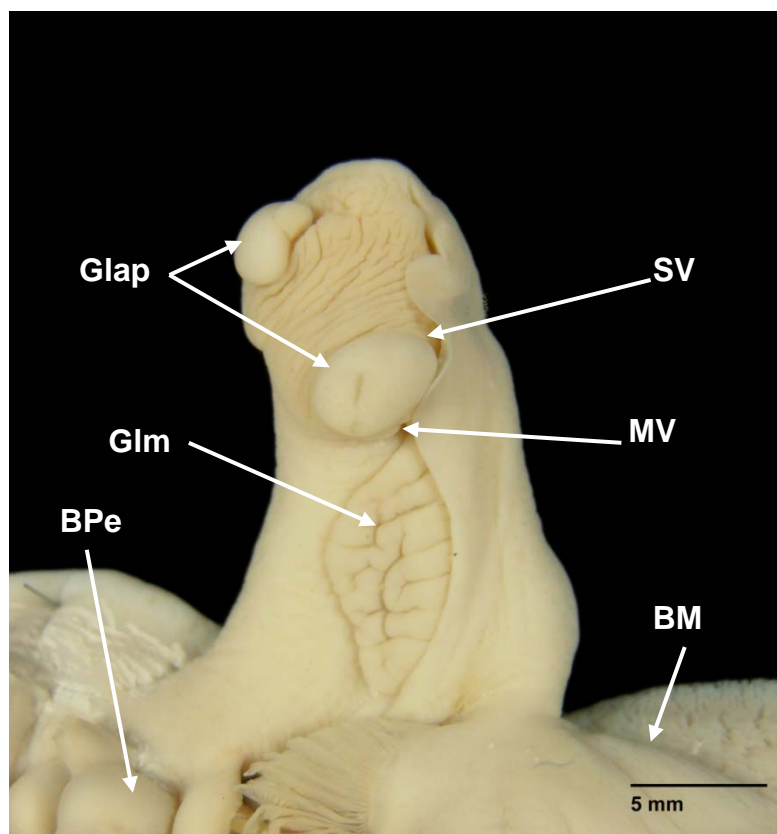
**Figura 22.** Tracto intestinal medio de *Pomacea guyanensis*, con glándula digestiva removida y mostrando el estómago, abierto longitudinalmente, con cámara ventral descubierta y septo parcialmente seccionado

#### 6.1.1.7 Sistema reproductor

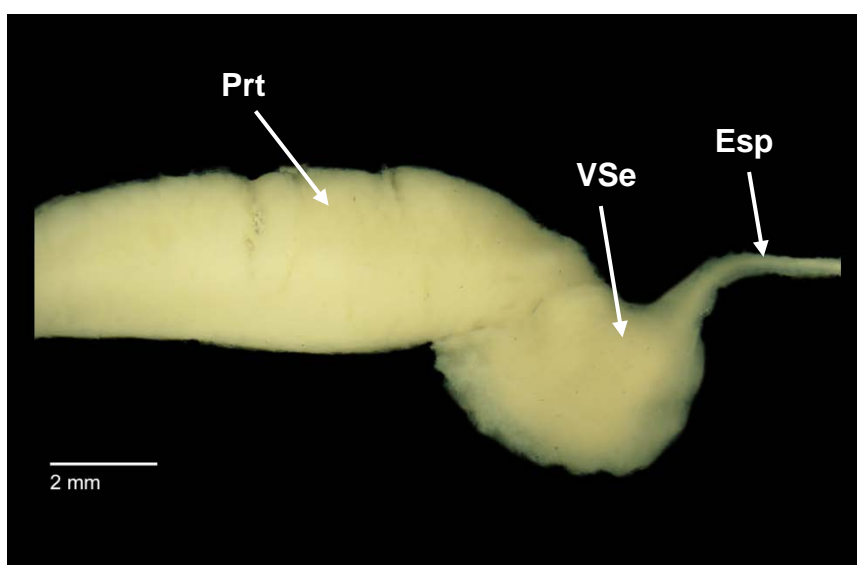
Machos (Figuras 23 y 24)

Testículo asentado sobre la glándula digestiva, presenta un color crema y ocupa aproximadamente las 3 últimas vueltas corporales. De la región basal del testículo, nace un fino espermiducto, el cual recorre la región del pericardio, conectándose a la vesícula seminal que es comprimida, redondeada y de color amarillento cremoso (Figura 23B). Prosigue de ésta, la próstata, que es alargada y recorre longitudinalmente la cavidad del

manto. Cerca al borde del manto, la próstata se inserta por debajo de la papila anal, donde prosigue con una pequeña excrecencia de tejido. Después de ésta, se observa un saco compuesto por una membrana transparente, que es la bolsa del pene, a través de la cual se puede ver enrollado al pene. En este bolsa, también se observa la base del pene, la cual es sólida y ocupa un tercio de la cavidad del saco penial. El pene es cilíndrico y largo, disminuyendo ligeramente su diámetro en la parte distal, y contiene en su interior un fino conducto cubierto por fibras musculares, que adopta una disposición de zigzag en la base. La bolsa de pene se pliega, perdiendo su grosor, y forma una membrana en la base de la vaina penial. En la región anterior derecha de la cavidad del manto se encuentra la vaina del pene, de forma elongada y con una base abultada, ocupando gran parte de la cavidad del manto (Figura 23A). Ésta presenta tres glándulas en el margen izquierdo de la cara ventral, dos en la región distal y otra en la proximal. En la parte basal derecha de esta vaina, se encuentra otra glándula basal, la cual está embebida en la vaina, y tiene un orificio de salida en la misma área de la cara externa. En la parte media se encuentra una glándula de forma elíptica. Las glándulas distales se encuentran en un área rugosa de la región apical, una de las cuales se encuentra en el margen derecho de la vaina, y la otra en la parte media de la vaina, en la región distal del área rugosa. Ambas glándulas pueden ser de igual tamaño, o en algunos casos la glándula distal es relativamente mayor en comparación a la proximal. A lo largo de la vaina penial existe un surco que está cubierto por una delgada membrana que se origina en el margen izquierdo del surco. En la mitad del margen derecho existe una pequeña muesca, además que a lo largo de este margen se encuentra una membrana de mayor grosor y menor longitud, la cual está plegada ventralmente. Esta membrana, a diferencia de la del margen izquierdo, recorre en toda su longitud a la vaina, y se origina de la bolsa del pene, mencionada previamente. (Figura 24).



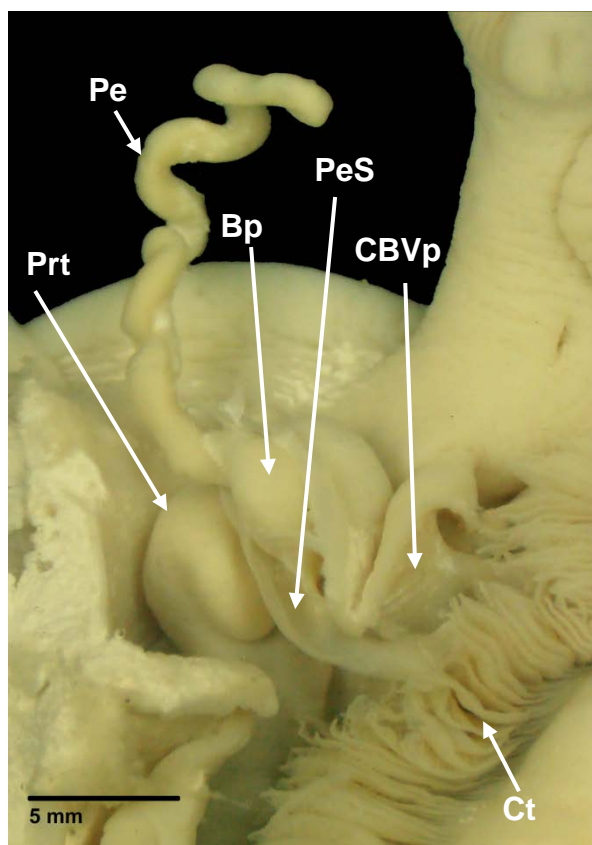
(A)



(B)

**Figura 23.** Estructuras reproductivas masculinas de *Pomacea guyanensis*. (A) Cara interna de la vaina penial. (B) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto.

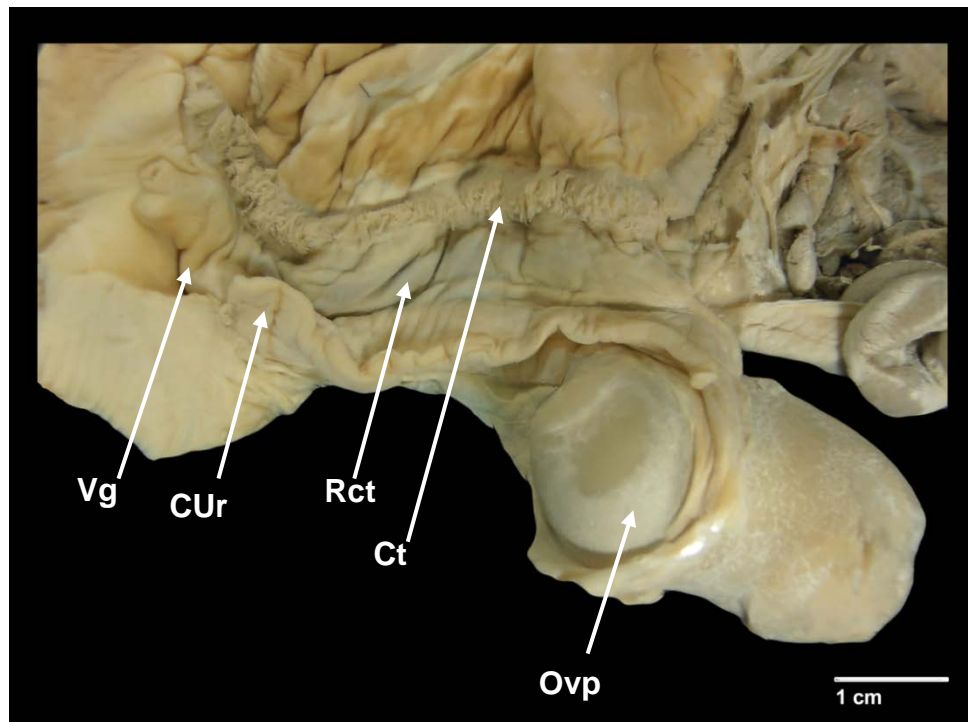




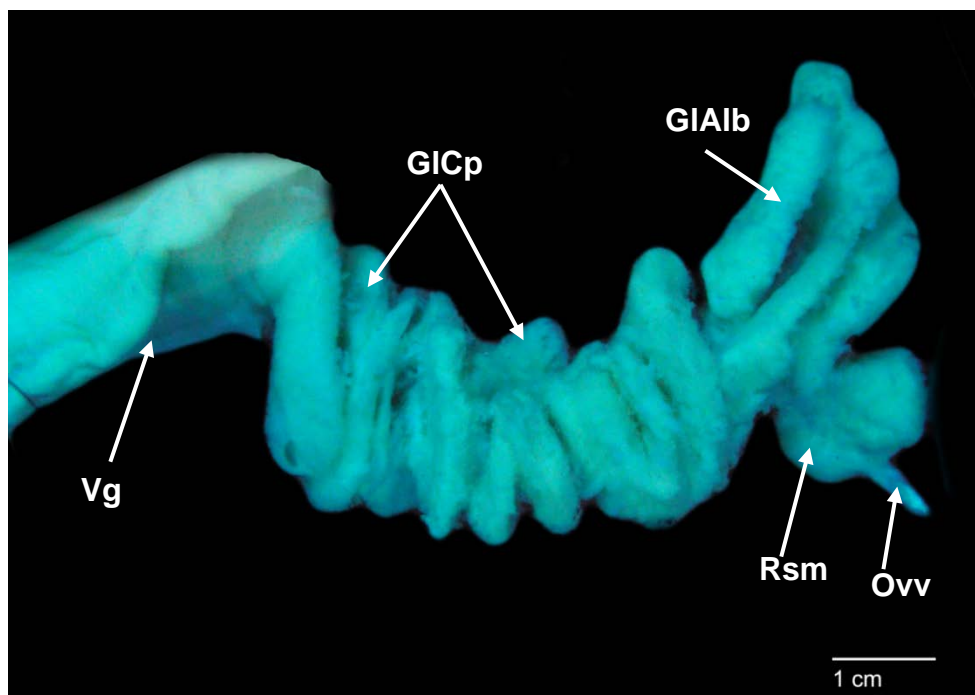
**Figura 24.** Vista en detalle de la región anterior del sistema reproductor masculino de *Pomacea guyanensis*, con órganos circundantes. Pene desenvuelto, con bolsa del pene seccionada.

## Hembras (Figuras 25 y 26)

Ovario formado por varios acinos (Figura 26), dándole una apariencia arborescente, y el cual es de color cremoso. Conductos de los acinos se unen a la altura de las 2 últimas vueltas, formando el oviducto visceral, el cual pasa por debajo del mesenterio, y se conecta al oviducto paleal en su tercio anterior ventral. Oviducto paleal embebido en glándula de la albúmina. Oviducto visceral se conecta en la región anterior derecha a una estructura sólida de aspecto globoso y reniforme, que es el receptáculo seminal. En la parte posterior izquierda del oviducto, se encuentra la cámara de la glándula de la albumina, la cual es elíptica y amplia. Ambos órganos se conectan al conducto de la glándula de la cápsula. Ésta presenta forma de espiral y ocupa 2/3 del oviducto paleal. En su región posterior, el lumen de la glándula de la cápsula disminuye, y da un pequeño giro, para finalmente salir del oviducto y formar el tubo vaginal. Tubo vaginal (Figura 25) estrecho, de paredes anchas y con pliegues musculares en su interior, con un pequeño canal dorsal en toda su longitud. Este tubo recorre longitudinalmente el margen izquierdo de la cavidad paleal, y pasa por debajo del canal urinario. Orificio vaginal pequeño, lateral a la papila rectal.

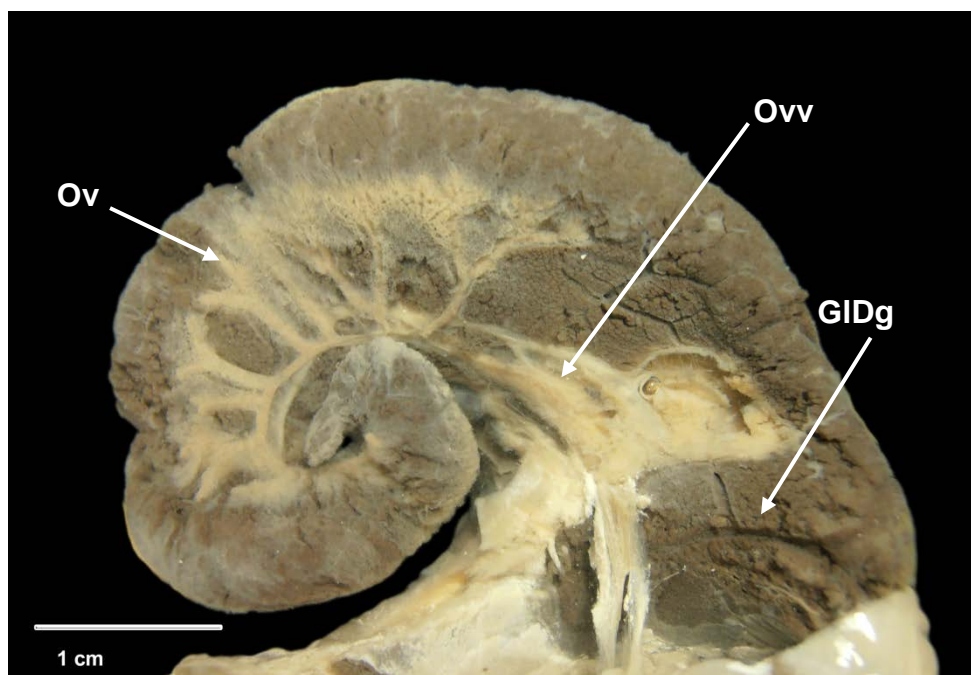


(A)



(B)

**Figura 25.** Estructuras reproductivas femeninas de *Pomacea guyanensis*. (A) Oviducto paleal dislocado de la cavidad paleal, con estructuras adyacentes, vista ventral. (B) Tracto reproductivo femenino, teñido con azul de metileno, donde gran parte de la glándula de la albumina ha sido retirada.



**Figura 26.** Vista ventral de la glándula digestiva de un espécimen femenino de *P. guyanensis*, donde se muestra embebido el ovario.

### 6.1.2 *Pomacea* aff. *amazonica* (Reeve, 1856)

*Ampullaria amazonica* Reeve, 1856: pl. XII Figura 35; Kobelt, 1915: 173, pl. 73, Figura 2;

*Ampullaria haustum* Alderson, 1925: 17-19, pl. 6, figs. 1-5

*Pomacea haustum*: Rawlings et. al, 2007: 101, Figura 4

#### 6.1.2.1 *Concha* (Figura 9A, Tabla 5).

Concha mediana a grande (70 hasta 110 mm). De aspecto globoso, Concha sólida, con 1.22 mm de grosor, de 5 a 6 vueltas, con espira elevada y aguda, siendo más notable este carácter en los individuos de menor tamaño. Canal de la sutura ligeramente pronunciado. Apertura elíptica, con labio interno y columela de color ocre a naranja, capa nacarada de color violáceo iridiscente. Periostraco marrón verdoso a marrón oscuro, con bandas en disposición espiral oscuras, de patrón irregular. Ombligo estrecho y profundo.

**Tabla 5.** Estadísticos de las variables tomadas para *Pomacea aff. amazonica*

<b><i>Pomacea aff. amazonica</i> (n=35)</b>	<b>Min.</b>	<b>Max.</b>	<b>Media</b>	<b>D.E</b>
Longitud Total	64.06	109.32	90.1	9.89
Longitud Apertural	43.56	78.54	62.74	7.23
Longitud Vuelta Corporal	66.84	98.62	78.68	8.31
Ancho total	61.34	92.14	72.61	8.76
Ancho Apertural	35.04	68.92	42.59	6.7
Ancho de la Espira	18.02	27.28	21.78	2.25
Proyección Apertural	19.48	31.62	24.71	3.5
Ancho Lateral	49.64	77.54	60.03	7.05
Número de vueltas*	5.5	6	5.7	1.2

\*El número de vueltas no fue medido en todos los individuos por el deterioro del ápice.

#### **6.1.2.2 Opérculo (Figura 9B)**

Opérculo córneo. Reniforme, disminuyendo su ancho conforme se aproxima a la región posterior. Cubre toda la abertura de la concha. Superficie externa con estrías concéntricas, rodeando al núcleo, que se encuentra en la parte izquierda central, cerca al margen. Superficie interna lisa, con marca de inserción al pie elíptica, ubicada en el margen central izquierdo. Marca ocupa los 3/5 de la superficie interna.

#### **6.1.2.3 Pie**

Pie de color negro. Región cefálica similar a *P. guyanensis* con algunas diferencias. Omatóforos y tentáculos cefálicos de ancha base. Los últimos tienen una longitud 6 veces mayor a la de los omatóforos. Músculo columelar abarca un cuarto de la vuelta corporal.

#### **6.1.2.4 Cavity paleal (Figura 36a)**

Cavity del manto similar a *P. guyanensis*, con las siguientes diferencias. Base del osfradio ancha elevada en su parte proximal, con osfradio elongado y comprimido lateralmente (Figura 36a). Saco pulmonar ocupa un tercio de la cavity.

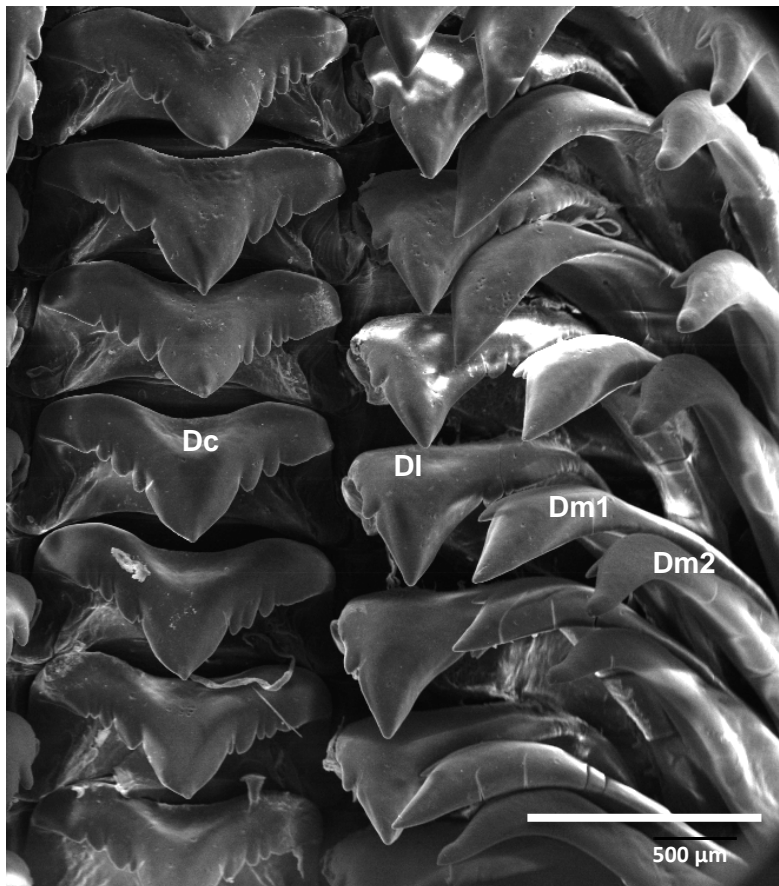
#### **6.1.2.5 Sistemas circulatorio y excretor (Figura 37a)**

Estructuras similares a la de la especie *P. guyanensis*. (Figura 37a) Lóbulo renal ancho, de curvatura aguda y extremo posterior angosto.

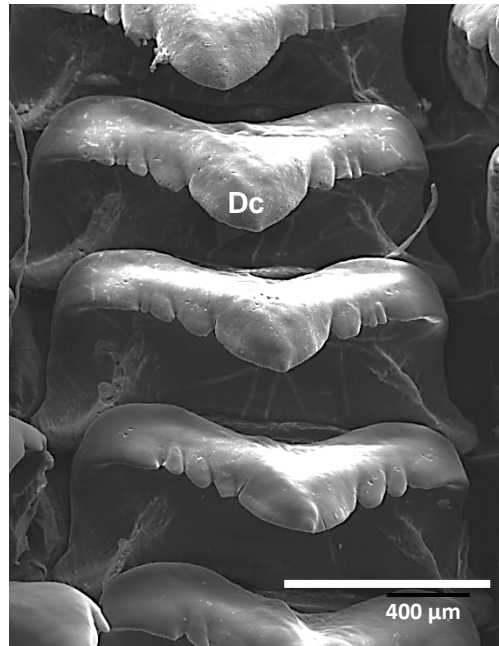
#### **6.1.2.6 Sistema digestivo (Figuras 27, 28 y 38)**

Bulbo bucal ovoide. (Figura 38) Divertículos esofágicos anchos y cortos, un poco redondeados en su región distal. Demás estructuras similares a *P. guyanensis*.

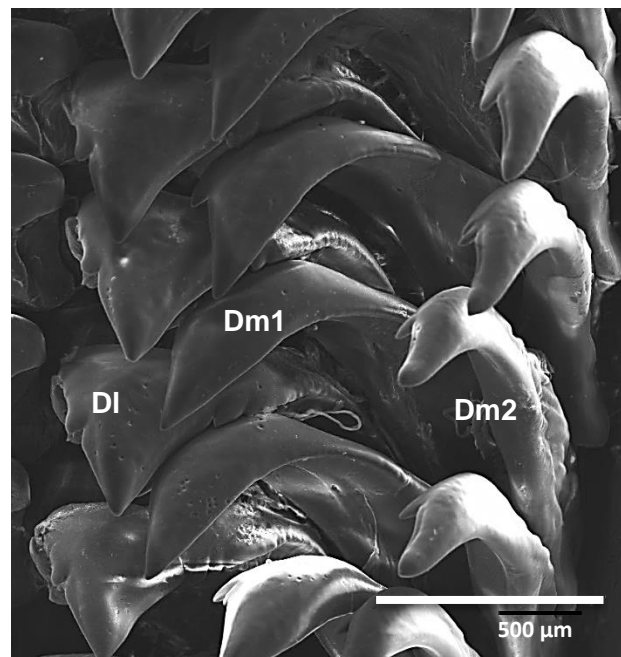
(Figura 27 Y 28) Rádula de la misma configuración de *P. guyanensis*. Diente central rectangular, con base y márgenes laterales cóncavos. Cúspide central de márgenes redondeados y ápice agudo. Con 4 cúspides laterales redondeadas y de  $\frac{1}{4}$  de longitud respecto a la cúspide central. Diente lateral, con cúspide central triangular, y 2 pequeñas cúspides laterales externas y una del mismo tamaño, en la región lateral interna. Par de dientes marginales bicúspides, con cúspide interna de  $\frac{1}{5}$  de longitud con respecto a la cúspide externa.



**Figura 27.** Rádula de *Pomacea* aff. *amazonica* donde se observa los dientes centrales y los laterales y marginales del área derecha.



(A)



(B)

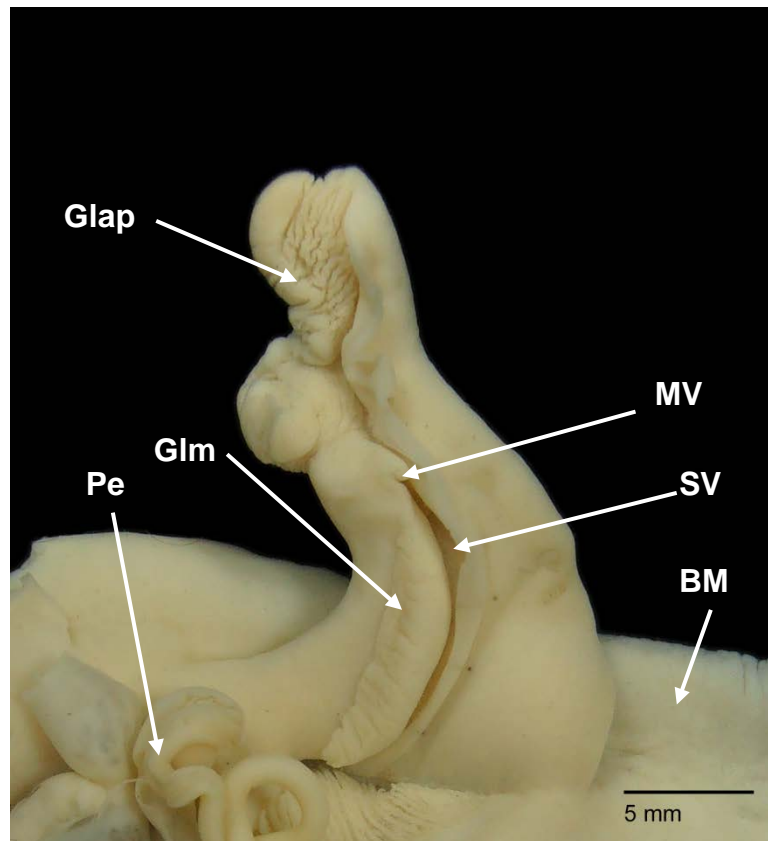
**Figura 28.** Morfología radular de *Pomacea* aff. *amazonica* (A) Dientes centrales (B) Dientes laterales y marginales



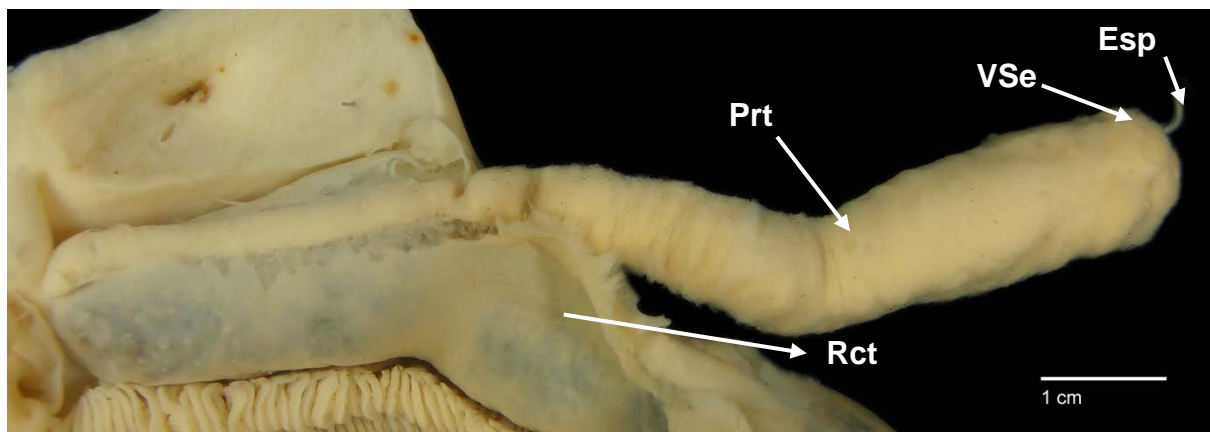
#### 6.1.2.7 Sistema reproductor

##### Machos (Figura 29)

Estructuras similares a *Pomacea guyanensis* con las siguientes diferencias. Testículo ocupa aproximadamente las 2 y ½ últimas vueltas corporales. El espermiducto se conecta con el margen proximal izquierdo de la vesícula seminal, la cual es achatada y circular. Próstata ensanchada en su parte inicial. En su parte media, ésta disminuye su diámetro, alcanzando un tercio en proporción a la parte inicial. Base del pene ocupa dos tercios de la bolsa. Vaina del pene alargada, ligeramente curva a la derecha, y con base abultada. Glándula externa basal presente, con abertura en forma de pequeña hendidura. Con dos glándulas en la región interior de la vaina. La glándula apical, de un tercio de longitud de la vaina, posee una superficie rugosa. La glándula media es de apariencia falciforme, de igual longitud que la anterior, y alcanzando a la base de la vaina. Muesca en la mitad de la vaina.



(A)

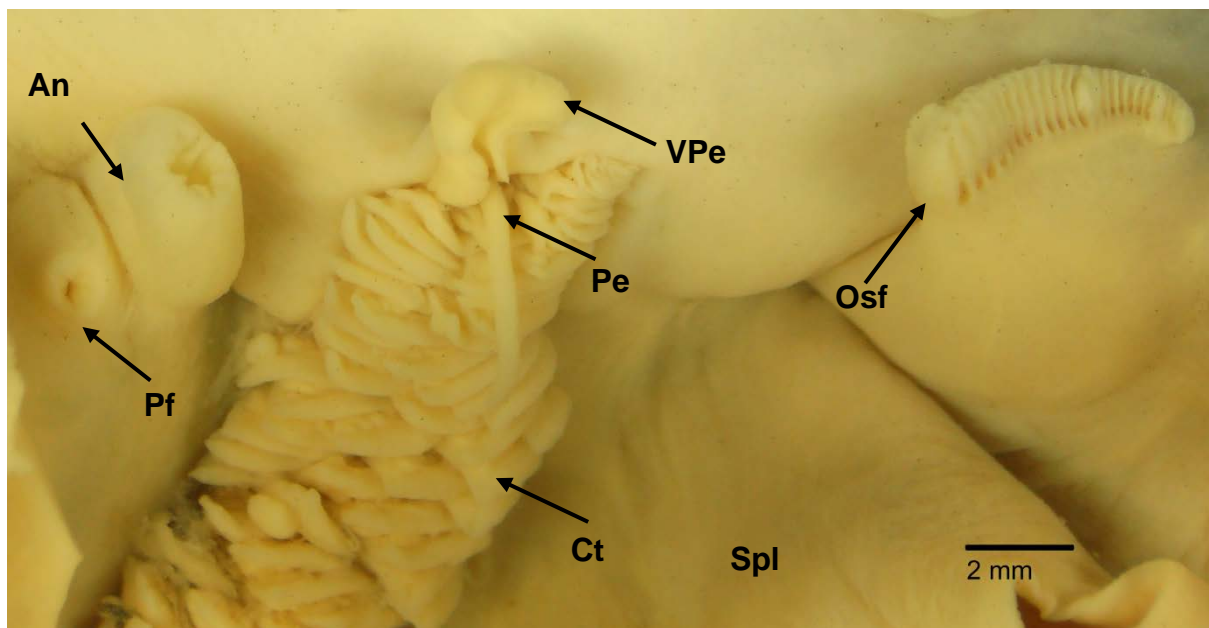


(B)

**Figura 29.** Estructuras reproductivas masculinas de *Pomacea* aff. *amazonica*. (A) Cara interna de la vaina penial. (B) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto. La próstata se ha seccionado y separado del canal urinario en su parte proximal para observar el aumento de su diámetro.

Hembras (Figura 30)

Estructuras similares a la de *P. guyanensis*. En algunos ejemplares, (Figura 30) se observa en la cavidad paleal, a la izquierda de la papila anal, cerca al borde del manto, un vestigio de vaina penial, de aspecto alargado y con un pequeño surco, el cual atraviesa un flagelo que se asemeja a un pene.



**Figura 30.** Pene rudimentario y estructuras circundantes cercanas al borde del manto en espécimen femenino de *Pomacea* aff. *amazonica*. Vista ventral.

### 6.1.3 *Pomacea aulanieri* (Deville & Huppé, 1850)

*Ampullaria aulanieri* Deville & Hupé, 1850: 642, pl. 15, fig 4.

*Ampullaria lymnaeaeformis* Reeve, 1856, pl. 8, Figura 39; Kobelt, 1915: 209, pl. 74, Figura 1

*Ampullaria contamanoensis* Preston, 1914: 527

#### 6.1.3.1 *Concha* (Fig 10A, Tabla 6)

Concha pequeña (hasta 70 mm). Globosa. Concha frágil, de 0.92 mm de grosor, con 5 a 5.5 vueltas. Espira poco elevada, descansando sobre amplia área de la vuelta corporal, que no posee canal sutural, y posee un hombro ligeramente recto. Apertura ovalada, de color mostaza claro, con el interior violáceo. Periostraco marrón verdoso claro, con bandas oscuras notorias en disposición espiral, y tricomas en el área de la vuelta corporal. Ombligo estrecho y profundo.

**Tabla 6.** Estadísticos de las variables tomadas para *Pomacea aulanieri*

<i>Pomacea aulanieri</i> (n=11)	Min.	Max.	Media	D.E
Longitud Total	42.22	60.44	49.85	5.8
Longitud Apertural	29.18	46.88	37.23	5.61
Longitud Vuelta Corporal	36.62	56.74	45.43	6.44
Ancho total	33.14	50.52	42.2	5.91
Ancho Apertural	18.92	28.76	23.83	3.16
Ancho de la Espira	10.74	14.54	12.08	1.13
Proyección Apertural	9.52	20.84	14.74	3.63
Ancho Lateral	27.94	41.66	34.43	4.29
Número de vueltas*	4.5	4.9	4.7	0.1

\*El número de vueltas no fue medido en todos los individuos por el deterioro del ápice.

#### **6.1.3.2 Opérculo (Figura 10B)**

Opérculo córneo. Reniforme y ligeramente elongado. Cubre toda la abertura de la concha. Superficie externa con estrías concéntricas rodeando el núcleo. Superficie interna lisa, con marca de inserción al pie ovoide, ubicada en el margen central izquierdo. Marca ocupa los 2/3 de la superficie interna

#### **6.1.3.3 Pie**

Pie de color plomo. Región cefálica similar a las especies anteriores, presentando algunas diferencias. Omatóforos y tentáculos cefálicos de ancha base. Los últimos tienen una longitud 4 veces mayor a la de los omatóforos. Músculo columelar abarca 1/4 de la vuelta corporal.

#### **6.1.3.4 Cavity paleal (Figura 36d)**

Cavidad del manto parecida a *P. guyanensis* con algunas diferencias. Saco pulmonar ancho ocupando los 3/5 de la cavidad paleal. Osfradio elíptico, comprimido dorsoventralmente, y ligeramente elevado en la parte terminal de éste. Base del osfradio al nivel del epitelio de la cavidad del manto (Figura 36d).

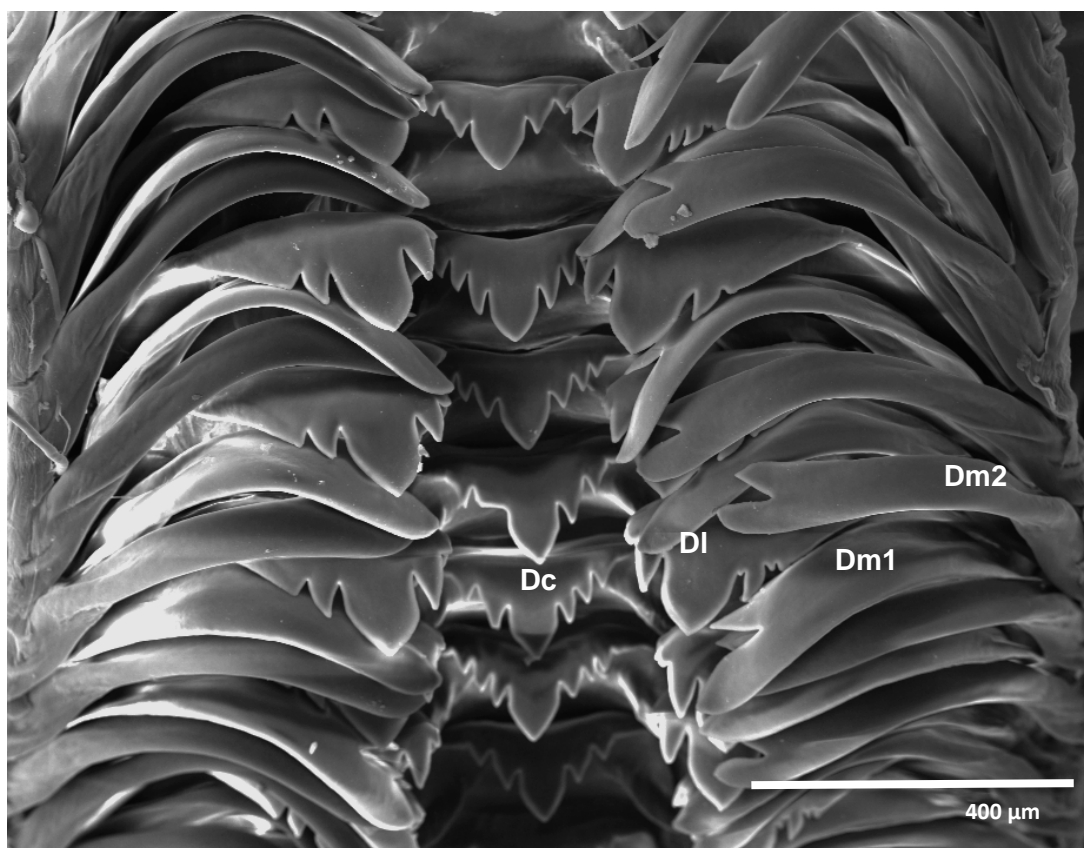
#### **6.1.3.5 Sistemas circulatorio y excretor (Figura 37d)**

Estructuras similares a las especies anteriores. (Figura 37d) Lóbulo renal achatado y ancho, con extremo posterior elongado y agudo.

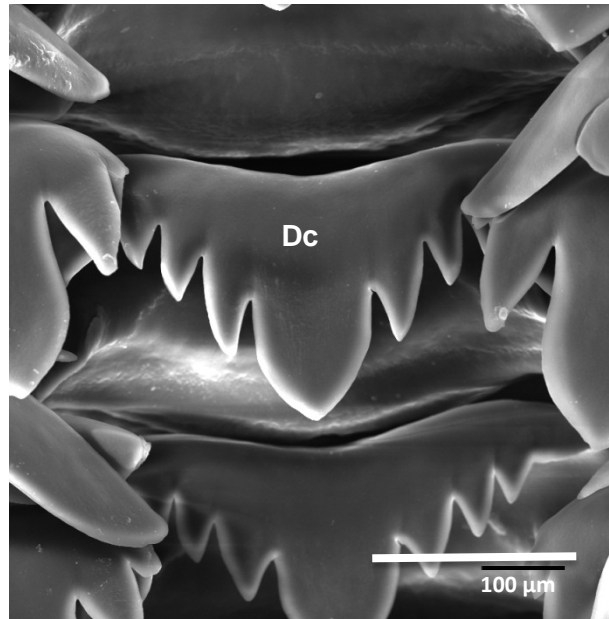
#### 6.1.3.6 Sistema digestivo (Figura 31, 32 y 38d)

Caracteres similares a las especies anteriores. Bulbo bucal elongado, (Figura 38d) con divertículos esofágicos cortos y gruesos, disminuyendo su diámetro en la parte terminal.

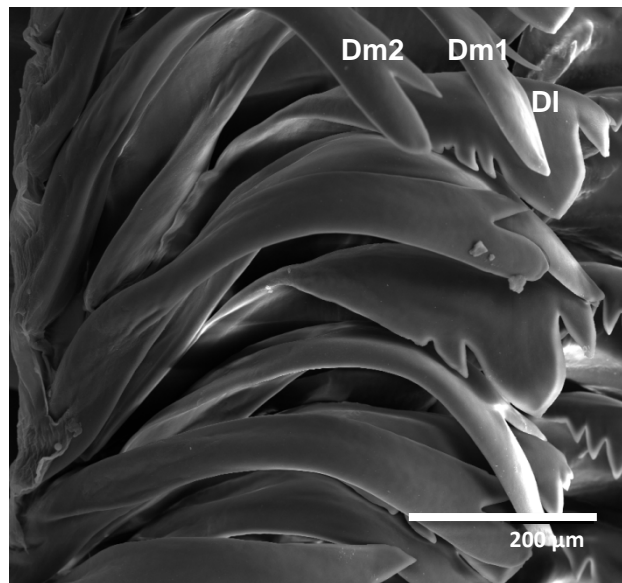
Rádula de la misma configuración de especies anteriores. Diente central de base convexa. Con cúspide central de márgenes laterales rectos y ápice triangular. Presentan 4-6 cúspides laterales triangulares y elongadas, son de la mitad de longitud respecto a la cúspide central. Diente lateral ancho, con cúspide central de la misma forma del diente central, y con 2 cúspides de 1/3 de tamaño con respecto a la cúspide central, curvada hacia esta última. Par de dientes marginales de aspecto achatado dorsoventralmente, con 2 cúspides semicirculares, siendo la interna de 2/3 de longitud con respecto a la externa.



**Figura 31.** Rádula de *Pomacea aulanieri*



(A)



(B)

**Figura 32.** Morfología radular de *Pomacea aulanieri* (A) Dientes centrales (B) Dientes laterales y marginales

#### **6.1.3.7 Sistema reproductor**

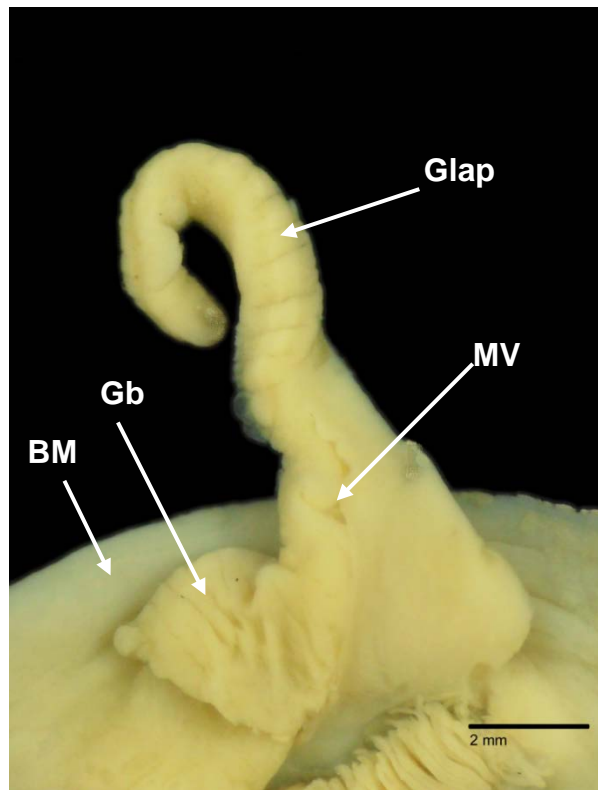
##### **Machos (Figura 33)**

El testículo es castaño claro, y ocupa las 3 últimas vueltas. La vesícula seminal posee forma de disco, y está ubicada en la parte lateroproximal derecha de la próstata. Existe un ensanchamiento de la próstata en la parte media, siendo el doble en diámetro al de la parte inicial. El pene es corto, y ancho en proporción al tamaño, terminando abruptamente en punta. La vaina del pene es elongada siendo levemente ancha y abultada en su base. Existe una glándula basal tanto en la cara externa como la interna de la vaina. Glándula de la región externa embebida en la región basal derecha de la vaina. Glándula basal de la región interna de aspecto rugoso, y ocupa la mayor parte del área basal derecha. La glándula apical es alargada, ocupando los dos tercios de la vaina en su cara ventral. Esta glándula presenta pliegues horizontales en toda su superficie. Membrana del margen izquierdo del surco central se inicia a partir de los dos tercios proximales de la vaina, lugar donde termina la glándula apical, y poco después del inicio se encuentra la muesca de la vaina.

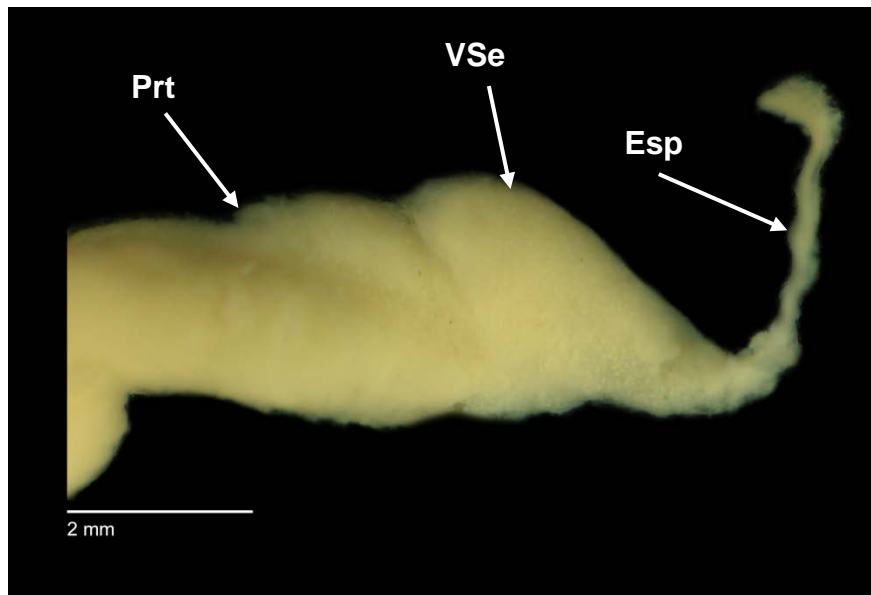
##### **Hembras**

Estructuras reproductivas similares a la de las especies anteriores.





(A)



(B)

**Figura 33.** Estructuras reproductivas masculinas de *Pomacea aulanieri*. (A) Cara interna de la vaina penial. (B) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto.

#### 6.1.4 *Pomacea* sp.

##### 6.1.4.1 *Concha* (Figura 10A, Tabla 7)

Concha pequeña (40-60 mm). De aspecto globoso. Sólida, de 0.85 mm de grosor, con 4.5 a 5 vueltas. Espira ancha y ligeramente elevada. Canal sutural levemente pronunciado. Abertura ovoide. Columela y labio interno de color ocre nacarado. El interior de la concha posee una tonalidad marrón clara. Periostraco de color marrón oliva, con bandas en disposición espiral a lo largo de la concha. Ombligo estrecho y profundo.

**Tabla 7.** Estadísticos de las variables tomadas para *Pomacea* sp.

<i>Pomacea</i> sp. (n=13)	Min.	Max.	Media	D.E
Longitud Total	37.96	59.94	45.92	6.19
Longitud Apertural	29.82	47.68	35.62	4.91
Longitud Vuelta Corporal	34.34	51.64	41.05	5.49
Ancho total	35.02	55.82	41.9	5.46
Ancho Apertural	20.22	33.92	25.03	3.64
Ancho de la Espira	11.84	18.32	14.57	1.91
Proyección Apertural	10.22	20.86	13.34	2.74
Ancho Lateral	28.66	43.72	34.23	4.33
Número de vueltas*	4.9	5.3	5.1	0.2

\*El número de vueltas no fue medido en todos los individuos por el deterioro del ápice.

##### 6.1.4.2 *Opérculo* (Figura 10B)

Opérculo córneo, semicircular. Cubre toda la abertura de la concha. Superficie externa con estrías concéntricas. Núcleo en la parte marginal izquierda. Superficie interna lisa, con marca de inserción ocupando los 2/3 del área.

#### **6.1.4.3 Pie**

Pie de color plomo. Omatóforos cortos y redondeados, en cuyo extremo distal se encuentran los ojos. Tentáculos cefálicos anchos en su base, disminuyendo su diámetro a partir de la mitad posterior. Tentáculos orales de la mitad de la longitud de los cefálicos. Sifón ancho y corto. Probóscide ancha ocupando la mayor parte de la región cefálica. Pie aplanado dorsoventralmente, con pliegue de las glándulas pedales ocupando 3/5 del margen anterior pedal. Músculo columelar largo, ocupando la mitad de la vuelta corporal.

#### **6.1.4.4 Cavity Paleal (Figura 36c)**

Cavidad del manto similar a *P. guyanensis*, con las siguientes diferencias. Borde del manto ondulado en toda su extensión. (Figura 36c) Base del osfradio ancha y ligeramente elevada. Osfradio elongado y comprimido lateralmente. Saco pulmonar angosto y elongado, ocupando un tercio de la cavidad del manto.

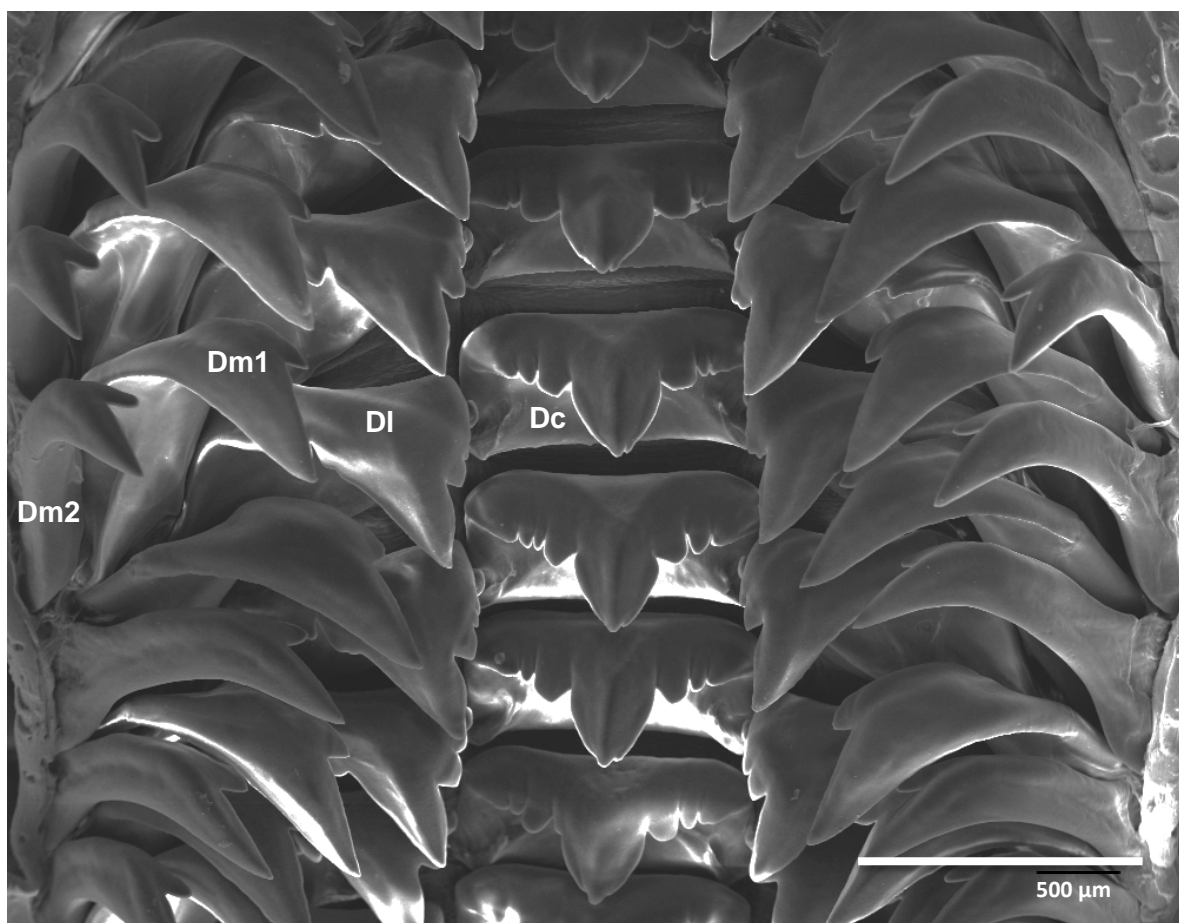
#### **6.1.4.5 Sistemas circulatorio y excretor (Figura 37c)**

Morfología de estructuras renales y pericárdicas similares a las de las especies anteriores. Lóbulo renal (Figura 37c) parecido al de *P. guyanensis*, con extremo posterior cuadrado.

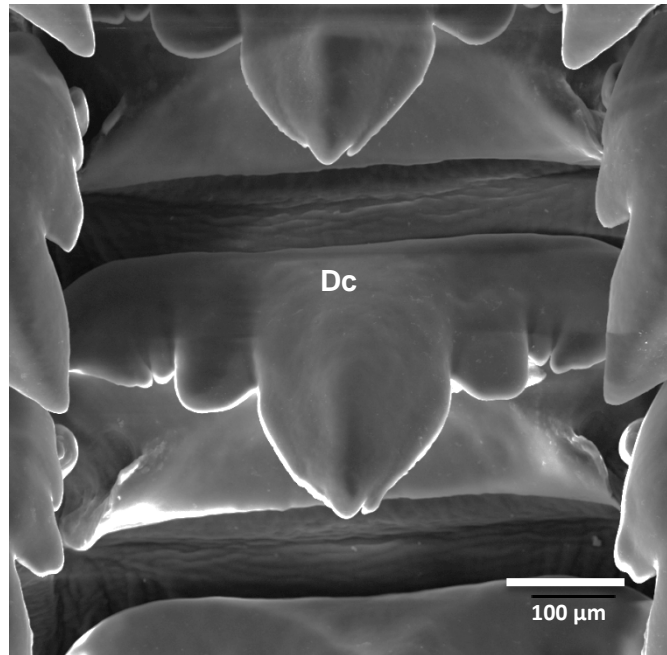
#### **6.1.4.6 Sistema digestivo (Figura 34, 35 y 38c)**

Órganos similares a las especies precedentes, con algunas diferencias: bulbo bucal ovoide, con divertículos esofágicos elongados y largos.

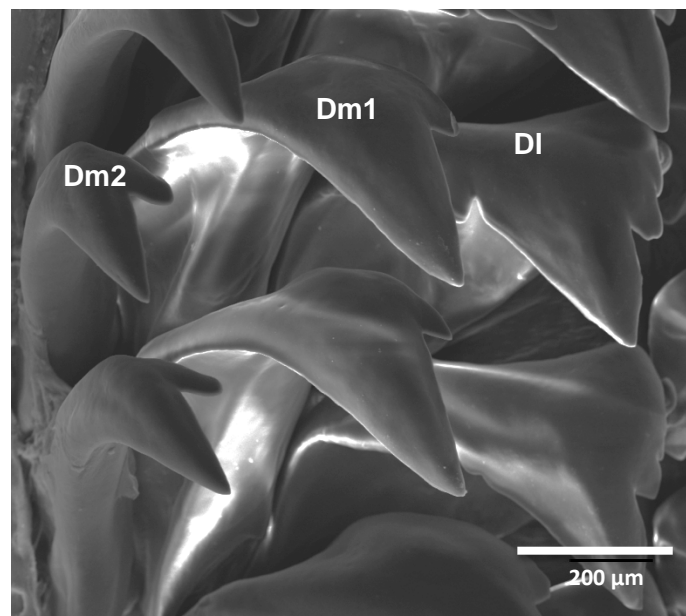
Rádula (Figura 34 y 35) de la misma configuración que las especies precedentes. Diente central rectangular, con base y márgenes laterales cóncavos. Cúspide central de márgenes redondeados y ápice con pequeña cúspide sobresaliente. Sobre la cúspide central, se encuentra una línea media prominente. Cúspides laterales redondeadas, de 1/5 de longitud con respecto a la cúspide central. Dientes laterales y marginales de la misma forma que *Pomacea* aff. *amazonica*.



**Figura 34.** Rádula de *Pomacea* sp.

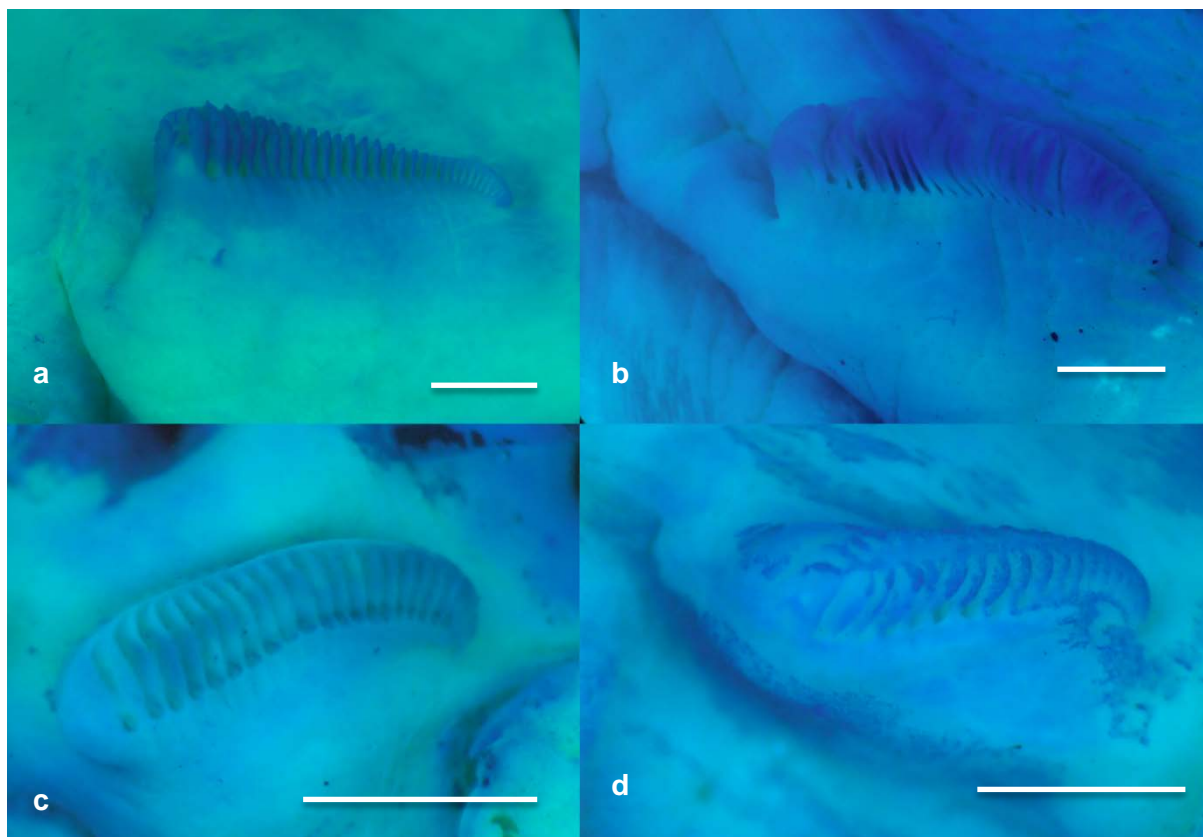


(A)

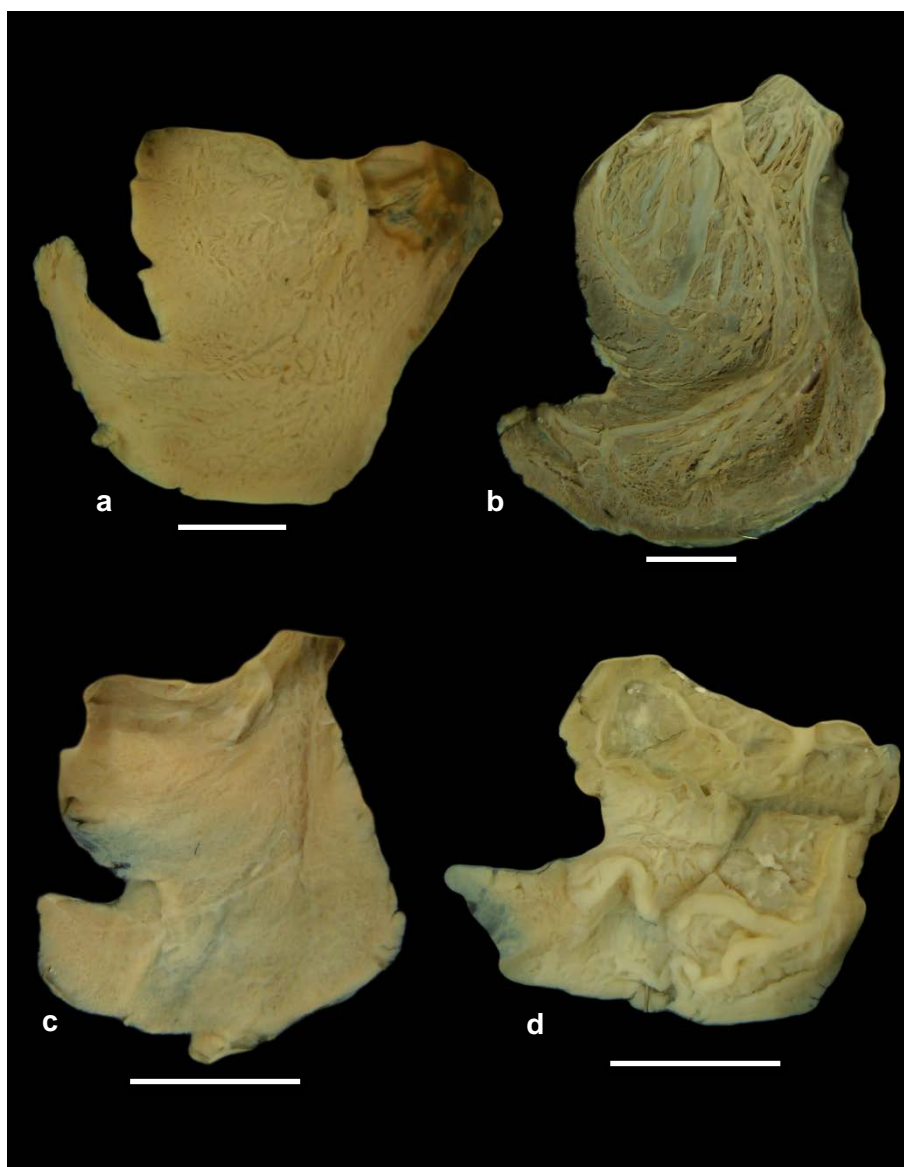


(B)

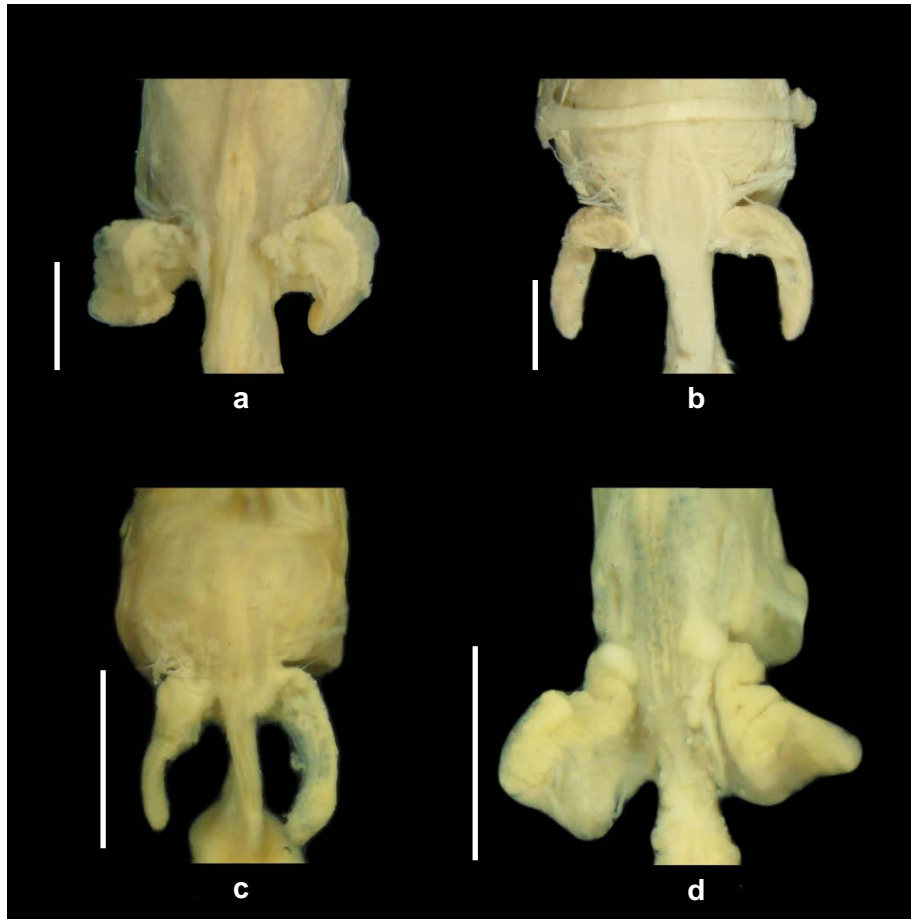
**Figura 35.** Morfología radular de *Pomacea* sp. (A) Dientes centrales, (B) Dientes laterales y marginales.



**Figura 36.** Vista ventral del osfradio, donde se observa la variación en las diferentes especies (a) *Pomacea* aff. *amazonica*, (b) *Pomacea* *guyanensis*, (c) *Pomacea* sp. y (d) *Pomacea* *aulanieri*. (Barras de escala = 2 mm).



**Figura 37.** Vista ventral de los lóbulos dorsales de la cámara posterior del riñón, donde se observa la variación en las diferentes especies (a) *Pomacea* aff. *amazonica*, (b) *Pomacea guyanensis*, (c) *Pomacea* sp. y (d) *Pomacea aulanieri*. (Barras de escala = 5mm).



**Figura 38.** Tracto digestivo anterior, vista dorsal, glándulas salivales removidas, donde se ha enfocado la región de los divertículos esofágicos y se observa la variación en las diferentes especies. (a) *Pomacea* aff. *amazonica*, (b) *Pomacea* *guyanensis*, (c) *Pomacea* sp. y (d) *Pomacea* *aulanieri*. (Barras de escala = 5mm).



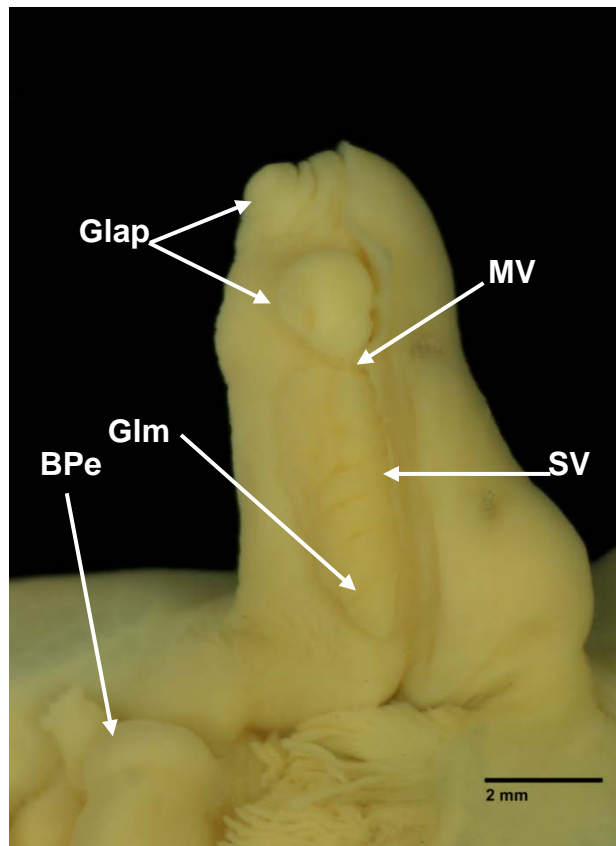
#### **6.1.4.7 Sistema reproductor**

##### **Machos (Figura 39)**

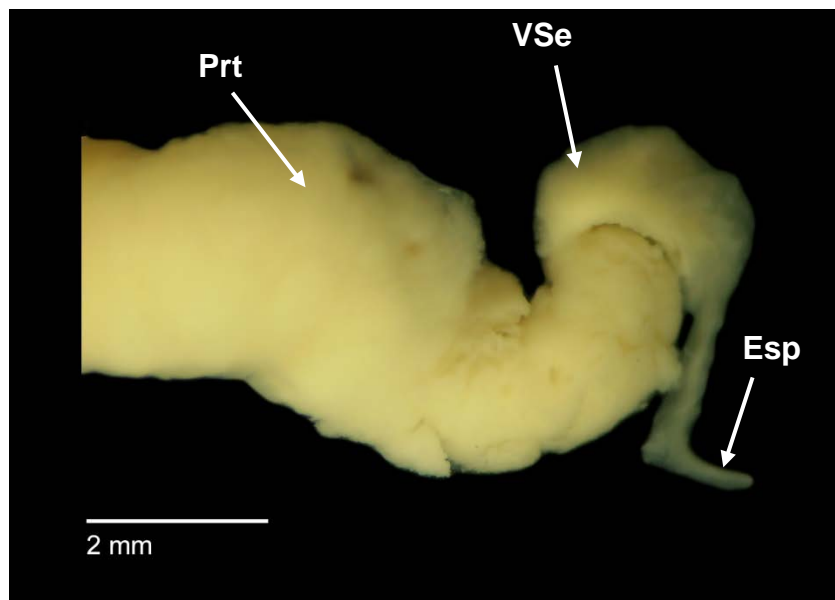
Testículo castaño claro ocupa las 2 ½ últimas vueltas. Espermiducto se conecta en el margen proximal izquierdo de la vesícula seminal, la cual es de aspecto reniforme. La próstata es del mismo diámetro en toda su extensión, presentando una curvatura a la derecha en su región proximal. La base del pene ocupa un tercio de la bolsa penial. La vaina penial es corta y de extremo romo, siendo ligeramente más angosta en su parte proximal. Ocupando la mitad de la vaina en la región proximal, se encuentra una glándula elíptica y alargada de aspecto rugoso, que está al margen interior derecho, al lado del pliegue de la vaina. En la región distal del margen derecho, existe un área con pliegues, en la cual existen dos glándulas. La primera ubicada en la parte más distal, es redondeada y pequeña. La segunda, está ubicada en la parte media, próxima al pliegue de la vaina, y es del doble de diámetro que la segunda.

##### **Hembras**

No se observa variaciones con respecto a las especies anteriores.



(A)



(B)

**Figura 39.** Estructuras reproductivas masculinas de *Pomacea* sp., (a) Cara interna de la vaina penial. (b) Vista en detalle de la próstata, vesícula seminal y espermiducto.

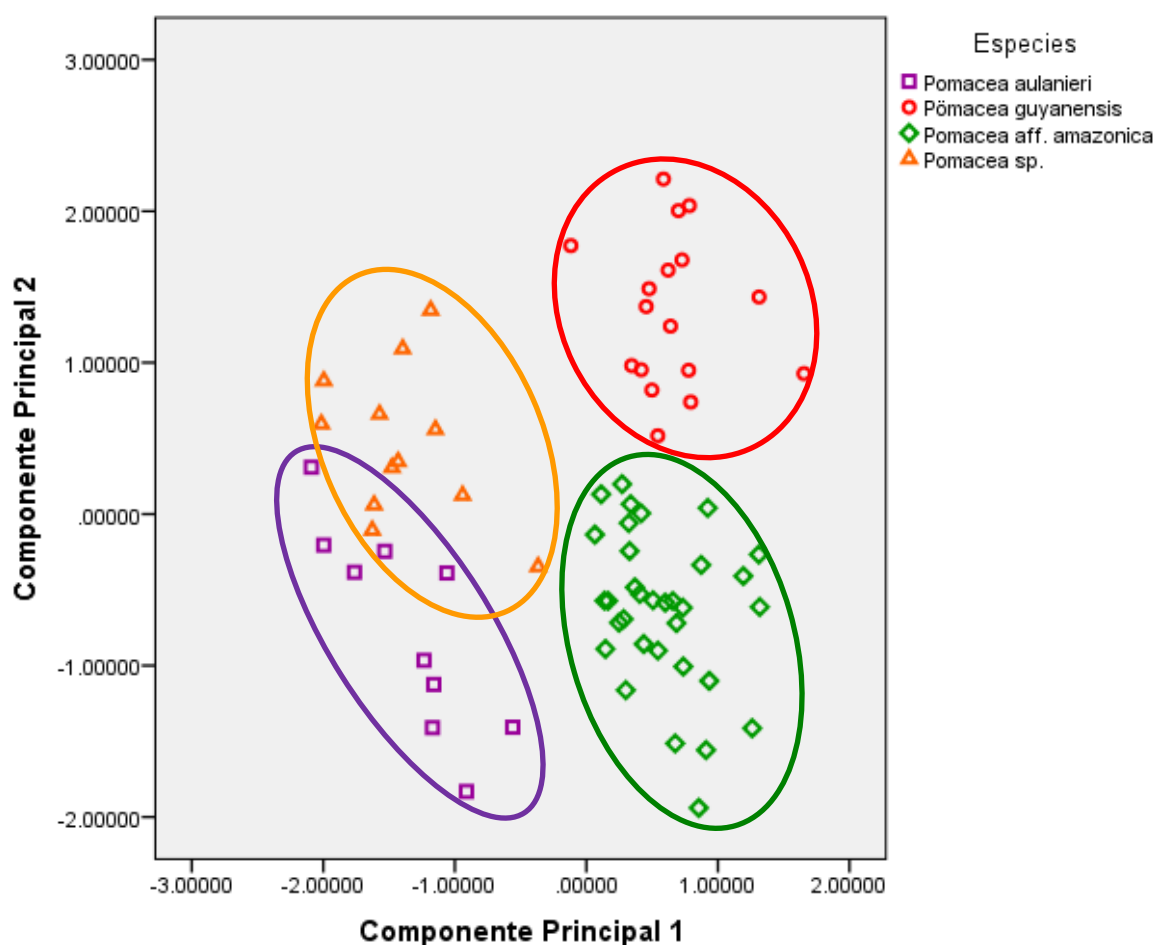
## 6.2 Análisis Multivariados

### 6.2.1 Análisis de Componentes Principales

**Tabla 8.** Matriz de componentes principales obtenidas para las 8 variables de la concha de las 4 especies de *Pomacea*, donde los valores representan la correlación de cada variable con las componentes principales.

Variables	Componente	
	1	2
Longitud Total	0.984	-0.074
Longitud Apertural	0.974	0.047
Longitud Vuelta Corporal	0.990	-0.071
Ancho total	0.991	0.049
Ancho Apertural	0.971	-0.100
Ancho de la Espira	0.901	0.424
Proyección Apertural	0.944	-0.264
Ancho Lateral	0.990	0.106
Varianza total explicada	93.77%	3.57%

Las dos primeras componentes explican casi toda la variación total con 97.34%. La primera componente acumuló un 93.77% de la variación, siendo el ancho total la variable que mejor explicó la mayor variación de esta componente (0.901). La segunda componente tuvo un 3.57% de la variación total, y las variables de esta componente que mejor explicaron esta variación fueron el ancho de la espira (0.424) y el ancho lateral (0.106) (Tabla 8).



**Figura 40.** Gráfico de dispersión de puntos perteneciente a las dos primeras componentes principales correspondientes a las 4 especies de *Pomacea* estudiadas.

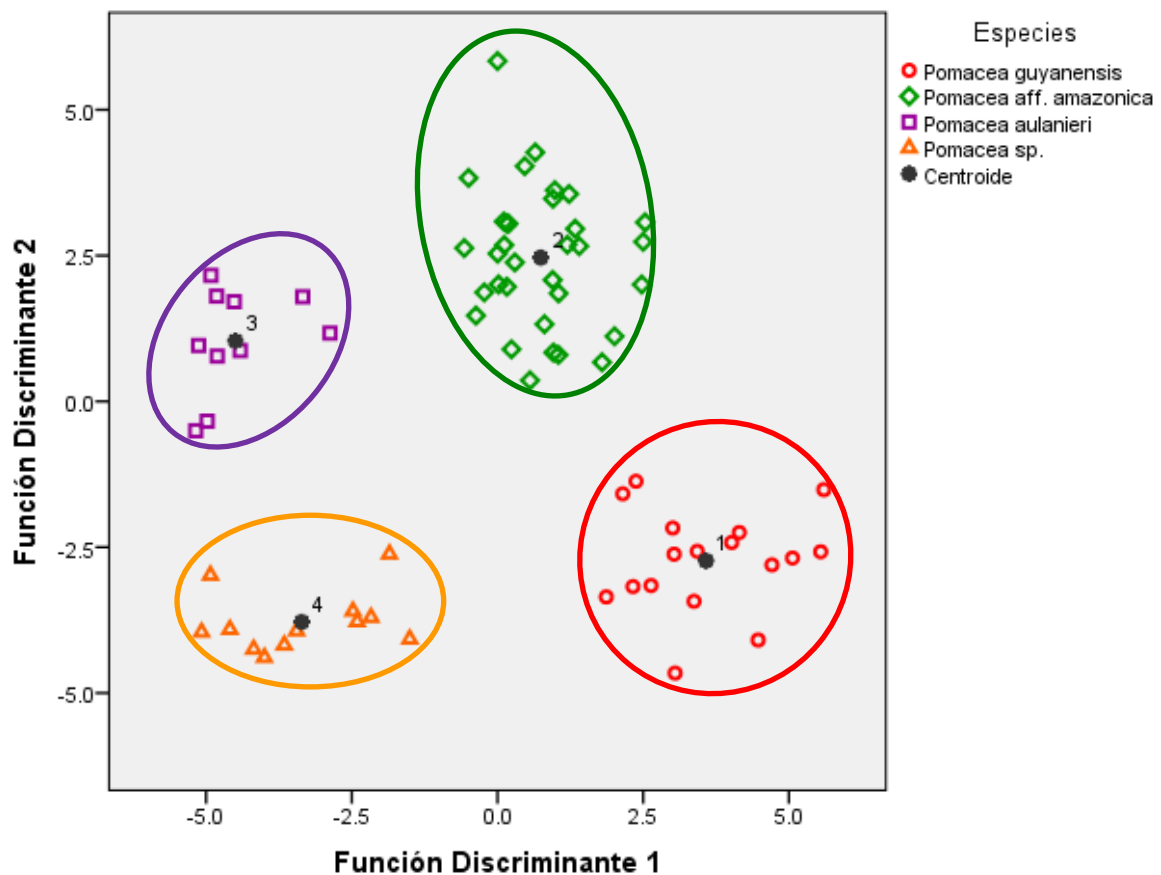
En la gráfica de dispersión de puntos (Figura 40) de componentes principales, la primera componente separa dos grupos, los cuales son evidentes en la observación de las conchas, al ser las especies *Pomacea* aff. *amazonica* y *P. guyanensis* de mayores tamaños. La segunda componente separa a ambos grupos, siendo los individuos de especies *P. guyanensis* y *Pomacea* sp. los de espiras más anchas. Aun así, el morfoespacio de *Pomacea* sp. es bastante próximo al de *P. aulanieri*. La diferencia más saltante que existe entre estas dos especies es la presencia de un hombro recto, y una espira de menor ancho en *P. aulanieri*.

### 6.2.2 Análisis de Funciones Discriminantes Canónica

**Tabla 9.** Matriz de estructura de las funciones discriminantes canónicas para las 8 variables tomadas de las 4 especies de *Pomacea*, donde los valores representan la correlación de cada variable con las funciones discriminantes.

Variables	Función		
	1	2	3
Ancho de la Espira	0.959	-0.038	0.175
Ancho Lateral	0.792	0.261	0.139
Longitud Total	0.753	0.446	0.263
Longitud Vuelta Corporal	0.742	0.418	0.141
Ancho Total	0.713	0.271	0.206
Longitud Apertural	0.622	0.324	0.237
Ancho Apertural	0.555	0.276	0.474
Proyección Apertural	0.447	0.316	0.220
Varianza total explicada	51.2%	45.6%	3.2%

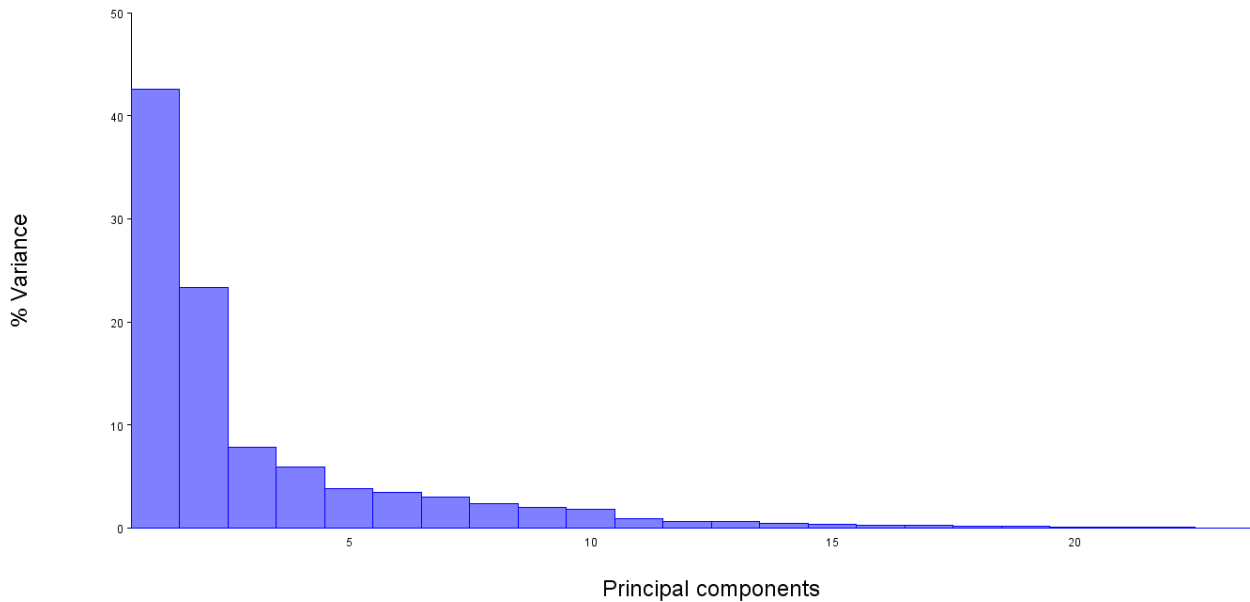
En el AFDC se obtuvieron 3 funciones que explicaron el 100% de la varianza (Tabla 9). La primera función acumuló el 51.2% de la varianza, la que fue mejor explicada por el ancho de la espira (0.959) y el ancho lateral (0.792). La segunda función representa el 45.6% de la varianza, la que fue mejor explicada por la longitud total (0.446) y la longitud de la vuelta corporal (0.418).



**Figura 41.** Gráfico de dispersión de puntos, perteneciente a las dos primeras funciones discriminantes canónicas de las especies de *Pomacea* estudiadas, mostrando también los centroides.

En la gráfica de puntos (Figura 41) usando AFDC, tanto la primera función como la segunda logran diferenciar claramente los espacios en el plano de cada morfoespecie. La función 1 separó a los grupos de espiras anchas y mayores anchos laterales, y a su vez éstos se separaron por la función 2 por longitud total y la longitud de la vuelta corporal. Es así que *Pomacea guyanensis* se diferencia de los demás por ser el que espira más ancha presenta y de mayor longitud.

### 6.3 Morfometría Geométrica



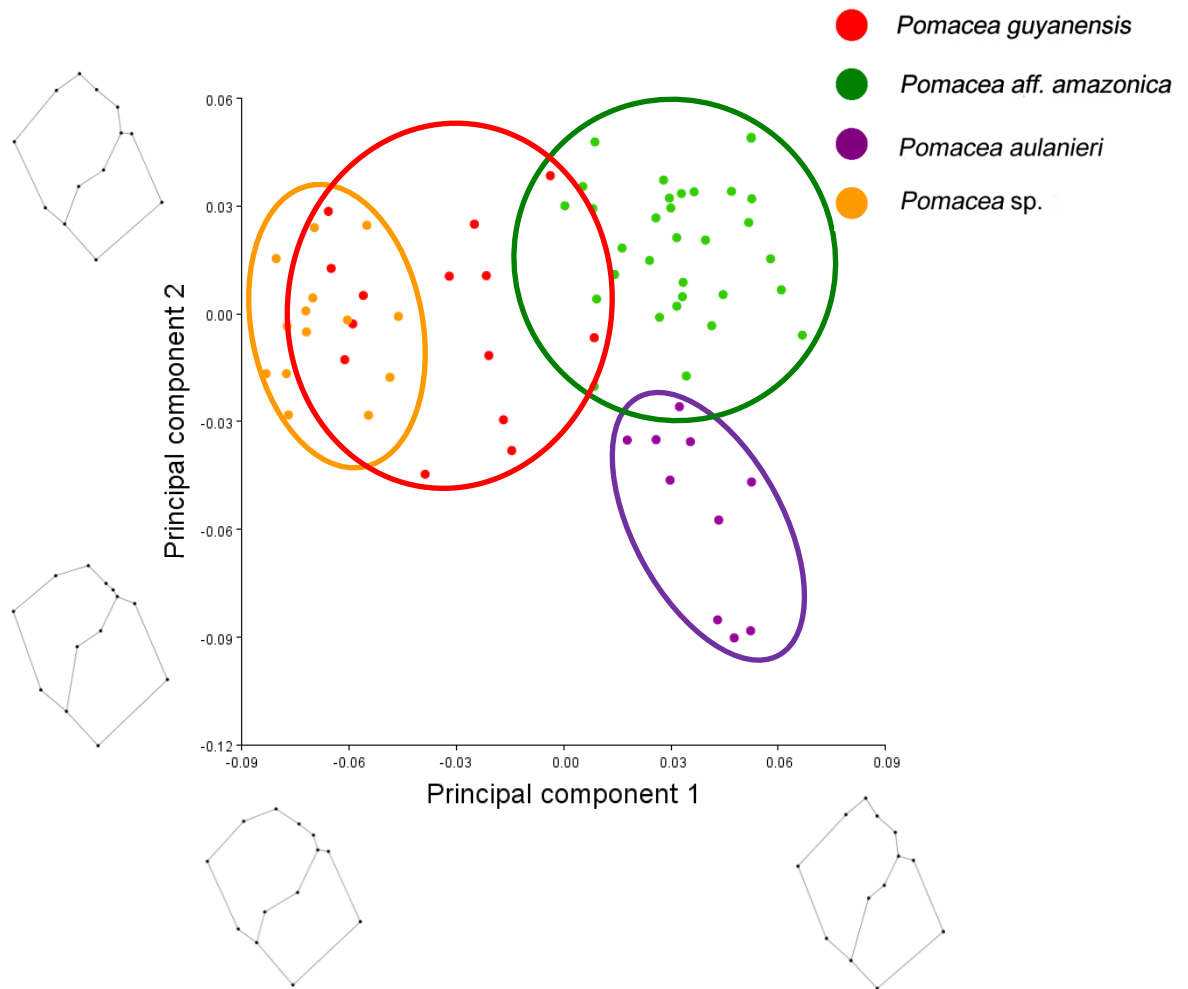
**Figura 42.** Histograma mostrando el porcentaje de varianza para cada una de las componentes principales en el análisis de morfometría geométrica.

El análisis de componentes principales para las 28 coordenadas de los 14 *landmarks*, arrojó 24 componentes principales. Las primeras dos componentes explicaron el 81.48% de la varianza total, siendo el porcentaje de varianza para PC1 y PC2, 42.55% y 23.33% respectivamente. Los valores más altos de PC1 para el eje X fueron LM10 (punto de unión de vuelta corporal y abertura) y LM14 (ancho de la espira). Para el eje Y, LM10 fue la puntuación más alta. Los valores más bajos para el eje Y fueron de LM 11 (ancho de abertura). El valor más alto de PC2 para el eje X fue LM12 (punto medio entre punto más bajo apertural y punto externo lateral). Para el eje Y, LM1 (altura de la concha) y LM11 (largo de la abertura) fueron los perteneciente a la puntuación más alta. Los valores más bajos para el eje Y fueron de LM5 (ancho de abertura) y LM9 (punto medio entre LM10 y LM5).

**Tabla 10.** Matriz de estructura de las dos primeras componentes principales para las coordenadas de los 14 *landmarks* utilizados, donde los valores representan los vectores de las desviaciones que se obtienen a partir de una forma promedio.

	PC1	PC2
x1	0.0461	-0.164288
y1	0.274377	0.354408
x2	-0.226385	-0.167401
y2	0.186332	0.315234
x3	-0.153217	0.088743
y3	0.065459	0.08522
x4	-0.18456	0.069356
y4	-0.128271	-0.254152
x5	-0.214438	-0.073088
y5	-0.161509	-0.339716
x6	-0.076746	0.00161
y6	-0.185625	-0.128128
x7	-0.124229	0.033524
y7	-0.188232	-0.020993
x8	-0.063849	0.076534
y8	-0.021587	0.121061
x9	-0.054378	0.020564
y9	0.174244	-0.348709
x10	0.342595	-0.050312
y10	0.352968	-0.321583
x11	0.156078	-0.078425
y11	-0.299715	0.385441
x12	0.068774	0.185325
y12	-0.147053	0.144064
x13	0.131174	0.042248
y13	-0.082638	-0.130941
x14	0.353082	0.01561
y14	0.161251	0.138793





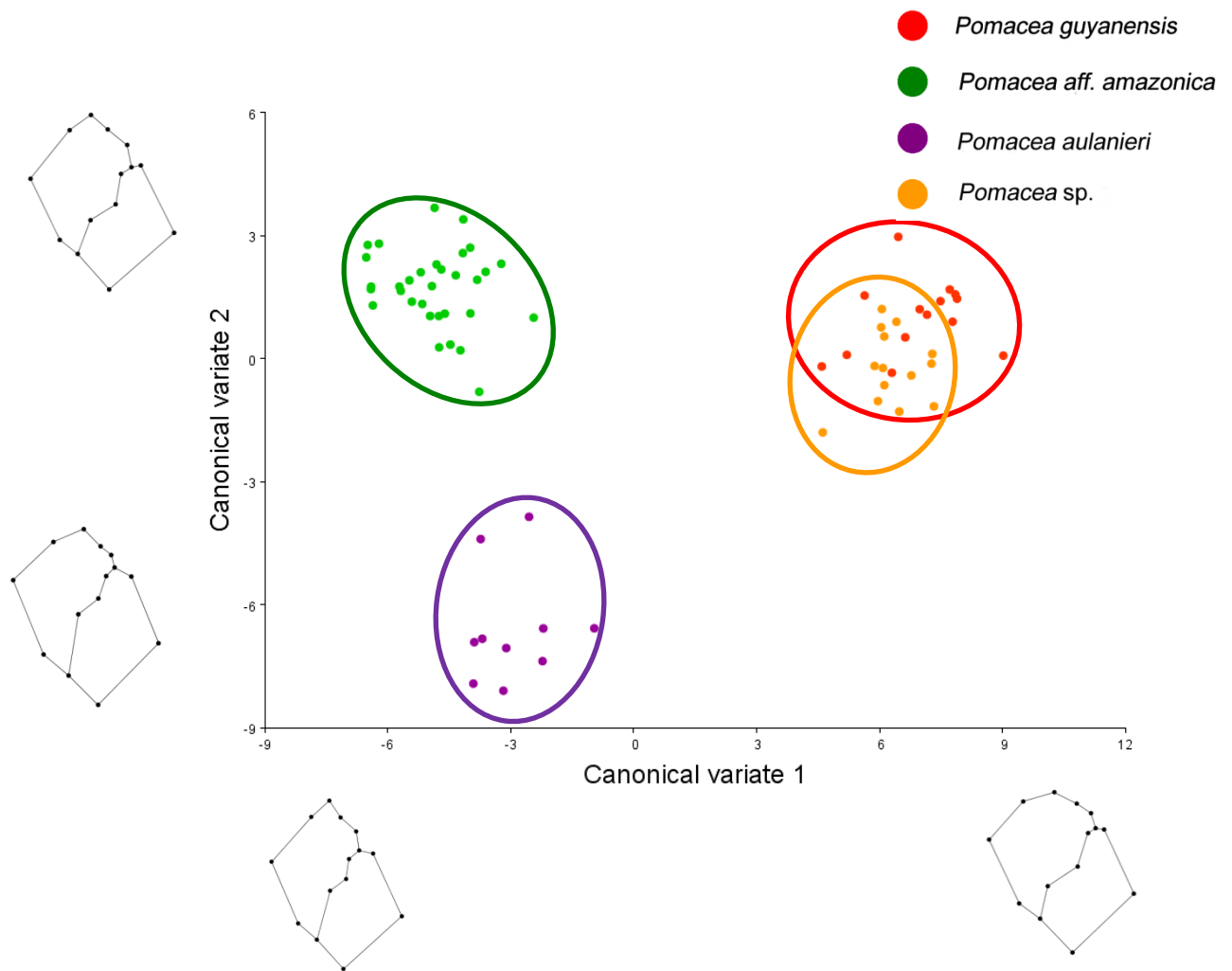
**Figura 43.** Gráfico de dispersión de puntos de los dos primeros componentes principales en el análisis de morfometría geométrica, donde en los ejes, se muestran los máximos y mínimos de los componentes

En el gráfico (Figura 43) se observa la separación de dos grupos por la PC1. El primer grupo está conformado por dos conjuntos claramente diferenciados que son las especies *Pomacea aff. amazonica* y *P. aulanieri*, que serían donde el ancho de la espira es menor y el ombligo va elevando la altura con respecto a su posición en la concha. El segundo grupo, en el que están incluidos *P. guyanensis* y *Pomacea sp.*, son de mayor ancho de la espira y ombligo bajo, pero se superponen parcialmente en el morfoespacio.

**Tabla 11.** Matriz de estructura de los tres coeficientes canónicos para las coordenadas de los 14 *landmarks* utilizados, donde los valores representan los vectores de las desviaciones que se obtienen a partir de una forma promedio.

	<b>CV1</b>	<b>CV2</b>	<b>CV3</b>
x1	-14.7744	7.5752	17.2556
y1	-104.1033	21.3989	7.3347
x2	111.9377	-18.4504	-10.5066
y2	-15.6632	43.8866	-42.7161
x3	8.7085	20.9551	-32.4408
y3	39.5724	-31.553	-28.1424
x4	53.5231	-30.0377	-8.4717
y4	-23.8686	-14.014	-27.9539
x5	-26.6426	-14.9328	9.9266
y5	11.1973	2.3203	124.6359
x6	-53.559	-51.5578	-31.7036
y6	34.2747	25.518	-83.0054
x7	-21.8268	26.9762	-3.0663
y7	1.4716	1.7547	-5.6269
x8	28.3588	-5.9718	4.0156
y8	24.1272	27.6037	-2.684
x9	31.4392	68.6745	-15.0137
y9	-5.3594	-62.31	-16.0767
x10	-9.7337	21.6156	48.7822
y10	-58.0391	-38.7292	-44.476
x11	-9.9859	-28.9452	33.298
y11	-47.8943	34.3274	17.6273
x12	10.6684	-17.056	6.7819
y12	67.4597	-5.073	-4.4856
x13	-29.1718	3.758	-1.3952
y13	15.5911	-17.5441	-4.3629
x14	-78.9415	17.3972	-17.4619
y14	61.234	12.4138	109.9321

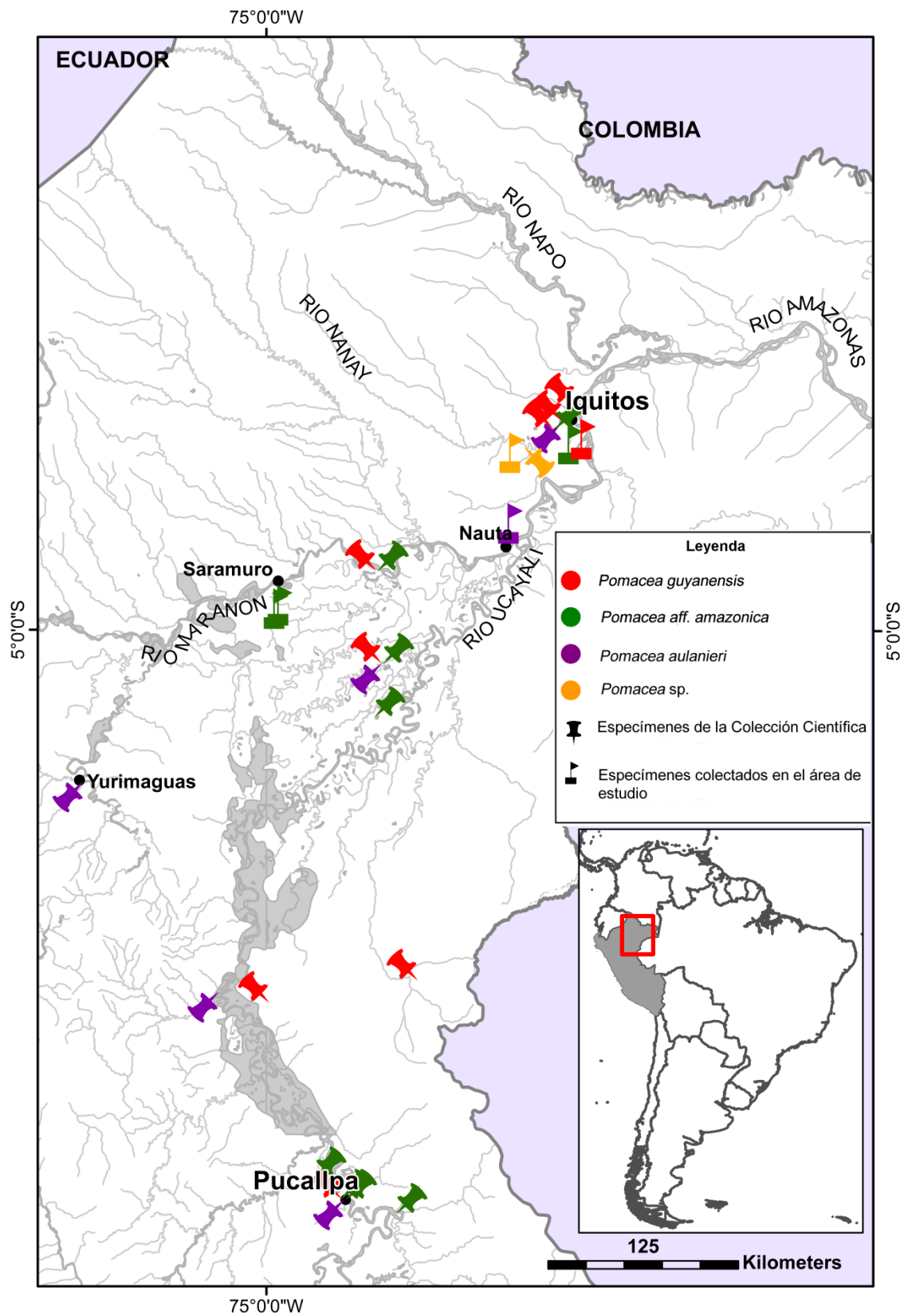
El análisis de componentes principales para las 28 coordenadas de los 14 *landmarks*, arrojó tres coeficientes canónicos (Tabla 11). Las primeras dos componentes explicaron el 92.05% de la varianza total, siendo el porcentaje de varianza para CV1 y CV2, 73.02% y 19.03% respectivamente. El valor más alto de CV1 para el eje X fue LM2 (ancho de la espira). Para el eje Y, LM12 (punto medio entre punto más bajo apertural y punto externo lateral) fue la puntuación más alta. El valor más bajo para el eje Y fue de LM1 (altura de la concha). El valor más alto de CV2 para el eje X fue LM9 (punto medio entre punto donde se une el labio interior y la vuelta corporal, y el punto donde termina la sutura). Para el eje Y, LM2 fue el perteneciente a la puntuación más alta. El valor más bajo para el eje X fue de LM6 (ancho de abertura).



**Figura 44.** Gráfico de dispersión de puntos, perteneciente a las dos funciones primeras canónicas, en el análisis de morfometría geométrica, de las especies de *Pomacea* estudiadas.

El gráfico de puntos (Figura 44) se separó en forma similar a los resultados del análisis de componentes principales. Los individuos de los grupos de *Pomacea guyanensis* y *Pomacea* sp. estuvieron claramente diferenciados al tener las espiras de mayor ancho y menor altura. *Pomacea aulanieri* se destacó por tener la vuelta corporal y la espira de menor ancho. Los grupos pertenecientes a *P. guyanensis* y *Pomacea* sp. compartieron parcialmente el mismo morfoespacio.

#### 6.4 Distribución geográfica



**Figura 45.** Mapa de distribución para las cuatro especies de *Pomacea* del presente estudio.

Las especies de *Pomacea* del estudio (Figura 45, Tabla 2), están ampliamente distribuidas en la zona nororiental del Perú, específicamente en los departamentos de Loreto y Ucayali. Las especies se presentaron en los ríos Ucayali, Marañón y Amazonas. *Pomacea guyanensis* y *Pomacea* aff. *amazonica* se muestran cerca a ciudades como Pucallpa e Iquitos. *Pomacea aulanieri*, también es observado en los mismo lugares de colecta que las especies anteriores. Un caso especial, existe con *Pomacea* sp., la cual solo se colectó en las cercanías de la Reserva Allpahuayo Mishana (Figura 46A).

Todas las especies se encuentran distribuidas en la cuenca del Amazonas, lo que lo muestra como un lugar potencial para futuras colectas (Figura 46B).



(A)



(B)

**Figura 46.** Lugares visitados durante las colectas. (A) Canal en la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana. (B) Orillas del Río Marañón en Saramuro.



## 7. Discusión

### 7.1 *¿Es suficiente la conquiología para la determinación de especies?*

Desde los inicios de la malacología, ésta siempre se ha basado en determinaciones conquiológicas, naciendo como un pasatiempo de coleccionista similar a la filatelia. Intentos por cambiar este modo de visión como los de Cuvier (1817) no fueron tomados en cuenta en su época, y pasó casi un siglo para que se profundizara un poco más en estos trabajos. Gracias a tener un solo criterio para delimitar especies, existe aproximadamente una proporción de sinónimos y nombres válidos de 6 a 1 en el phylum Mollusca (Bouchet, 1997), estando por ejemplo sorpresivamente un 80% de los moluscos marinos descritos hasta el 2006 solo por caracteres conquiológicos (Bouchet & Strong, 2010). Los caracteres de la concha suelen ser muy plásticos, pudiendo estar influenciados por factores en el ambiente tales como el sustrato o la presencia de depredadores (Vermeij, 2002). Si bien, por si solos, los análisis de anatomía interna no han sido satisfactorios en algunos casos como el de la subfamilia Rapaninae (Kool, 1993), trabajo que luego fue refutado por Vermeij y Carlson (2000), en las que concluye que si bien los caracteres anatómicos son consistentes, proveen resultados de baja resolución, y es por eso que ambos caracteres deben complementarse. Lamentablemente, en la actualidad aún existen pocos datos en relación a anatomía interna.

La familia Ampullariidae es un claro ejemplo de este problema taxonómico, siendo objeto de constantes revisiones conquiológicas, no realizando comparaciones con trabajos previos, y producto de lo cual se generó un gran número de especies nuevas, sin tener un concepto de variación intraespecífica (Haas, 1951). La última monografía realizada por Alderson en 1925 sugiere que las personas que deseen realizar el estudio en ampuláridos deben desarrollar un “ojo” que les permita diferenciar especies.

La información de la concha es útil de todas formas, pero los análisis no deben ser tomados en función a la opinión o la subjetividad del investigador. Existen estudios de morfometría



para poder visualizar la variación de forma en una especie (Estebenet & Martin, 2003), así como la relación de medidas de la concha con el peso del animal (Youens & Burks, 2008), pero ninguno en relación a proporciones para diferenciar morfoespecies.

En el presente estudio, el análisis de componentes principales, así como el de funciones discriminantes canónicos fue capaz de diferenciar a los cuatro morfotipos, coincidiendo con las determinaciones *a priori*. El ancho de la espira fue una de las variables decisivas para la separación de los morfotipos, ya que mejor explicó la variación en los dos análisis realizados.

El uso de los análisis morfométricos, por otra parte, que se están implementando recientemente en los estudios de conchas de gastrópodos, aún es reciente (Carvajal-Rodríguez *et al.*, 2005; Cruz *et al.*, 2012). En sistemática se usa la morfometría geométrica para tratar de responder 3 preguntas: qué individuos podrían conformar la población y qué variables son las más efectivas para discriminarlos; cómo están relacionados los individuos; y cuál fue la historia evolutiva de las formas de los individuos (Zelditch *et al.*, 2004). En el presente estudio, los análisis permitieron visualizar los cambios de formas de las distintas conchas. La posición del ombligo, así como el ancho de la espira fueron decisivos en diferenciar a los grupos de especies. Por otra parte, el análisis de componentes principales, así como el canónico no pudieron diferenciar claramente a las especies *Pomacea guyanensis* y *Pomacea* sp., las cuales aparentemente solo podrían ser discriminadas por el tamaño. Para este tipo de casos, se podría excluir a las demás especies para evitar polarizaciones, necesitándose también un mayor número de muestra. Es importante mencionar que en los gráficos resultantes de los análisis morfométricos multivariados, los grupos de formas similares, como *P. guyanensis* y *Pomacea* sp. se discriminaron fehacientemente. Esto es debido a que los tamaños de los individuos no se reflejan en la morfometría geométrica, y se hace recomendable complementar ambos análisis.

En el estado taxonómico en el que se encuentran las especies peruanas, los análisis morfométricos nos pueden servir para una discriminación *a priori* más efectiva de los distintos patrones conchológicos que pudieran existir. Esto unido a otros análisis, como moleculares o ultraestructurales, puede soportar los estatus de especies de los morfotipos evaluados. El análisis de la concha es sólo el inicio en la discriminación de las especies de *Pomacea*, lo que necesariamente tiene que ir acompañado por análisis morfológicos, especialmente del sistema reproductor del macho, para la correcta discriminación de las especies. Indudablemente que otros análisis como los moleculares o ultraestructurales, contribuirían grandemente.

## **7.2 Taxonomía y Caracteres Anatómicos**

En los últimos años se ha realizado estudios de taxonomía integrativa, tanto para delimitar especies como para tener una visión de lo que es la historia natural de los organismos (Davis *et al.*, 1989; Simone, 2001; 2005; Fukuda *et al.*, 2006; Simone, 2006; Strong & Glaubrecht, 2008; Brenzinger *et al.*, 2011), que en principio es el objetivo de la malacología (Glaubrecht & von Rintelen, 2009), usando diversos sistemas para la clasificación como el digestivo, circulatorio, reproductor, etc. Dentro del género *Pomacea* los caracteres de diagnosis son los órganos del aparato reproductor masculino, en especial caracteres de la vaina penial (Thiengo *et al.*, 2011). En el presente estudio, además se observaron patrones diferenciales en el sistema excretor y digestivo. Uno de estos caracteres fueron los divertículos esofágicos. Estas estructuras están presentes en muchos grupos de Caenogastropoda, así como en algunos Cephalaspidea herbívoros (Lobo-da-Cunha *et al.*, 2010), y es considerado un carácter ancestral, pues está presente en varias especies de Monoplacophora (Haszprunar & Schaefer, 1996; Schaefer & Haszprunar, 1996). Los especímenes de este trabajo presentaron un patrón y forma característicos para cada especie, siendo similar al caso documentado por Ruthensteiner *et al.* (2010) en

monoplacóforos. En la familia Ampullariidae se resalta un ejemplo similar con los caracoles del género *Lanistes* (Berthold, 1990), procedentes de lago Malawi, en los que la posición de los divertículos en relación al bulbo bucal, varía entre especies.

En el caso del bulbo bucal, se observaron algunas variaciones en el grosor y largo de los músculos. Esto podría deberse al distinto nivel de relajación entre individuos, debido al uso de métodos distintos para narcotización, o a la misma fisiología del animal (Jordaens *et al.*, 2002). Se recomendaría usar medidas, en vez de descripciones subjetivas, en sitios como el origen o la inserción de los músculos, los cuales nos pueden dar datos continuos con los cuales realizar análisis de morfometría (Anthes & Michiels, 2007; Anderson *et al.*, 2008). Estos datos ya han sido útiles para ayudar en la diferenciación de especies de familias crípticas como Hydrobiidae (Wilke *et al.*, 2002). Además, se usó tanto la terminología de Berthold (1991) y las abreviaturas de Simone (2004). El último autor fue tomado en cuenta, por haber prestado atención a los músculos bucales y del odontóforo, y estandarizado términos, mientras que Berthold menciona a los músculos protractores mediodorsales (m1e) ni a los flexores del cartílago del odontóforo (m14), los cuales no son mencionados por Simone. También se observó la presencia de una sinapomorfía para los Caenogastropoda, mencionada por Strong (2003), que es el órgano subradular, el cual no había sido confirmado en filogenias de autores anteriores (Berthold, 1991; Simone, 2006).

Dentro de los caracteres que fueron útiles para diferenciar, están los dientes de la rádula. La forma y presencia o ausencia de cúspides fue determinante para la discriminación. *Pomacea guyanensis* presentó una cúspide central triangular, con dientes marginales diferentes a los demás por tener una sola cúspide. La cúspide mayor del diente central de *Pomacea* aff. *amazonica* fue más ancha y redondeada. Por su parte, *P. aulanieri* presentó dientes central y lateral con cúspides más elongadas, y dientes marginales con cúspides semicirculares. *Pomacea* sp. es similar a *P. aff. amazonica*, con la diferencia de una pequeña pronunciación en la cúspide mayor de su diente central, y la prominencia de la línea media sobre esta última. Dentro de lo observado, se ha visto que la rádula de *P. aff.*

*amazonica* presenta un diente central similar al de *P. canaliculata*, pero diferenciándose esta última por la base ligeramente convexa (Hayes *et al.*, 2012). *P. aulanieri* tiene un patrón similar al de *P. scalaris* (Martin & Negrete, 2007), presentando el primero cúspides más elongadas. Esta diferenciación de la rádula nos sugiere que cada especie presenta una dieta distinta, para la cual ha especializado los dientes de la rádula. También es necesario analizar los cambios ontogenéticos que pueda existir en cada una de las especies.

### 7.2.1 Diferenciación en el sistema reproductor

Además de la vaina penial, otros caracteres como la forma de la vesícula seminal, así como la próstata fueron tomados en cuenta en el estudio.

Tillier (1980) describió anatómicamente a *Pomacea urceus*, la cual presenta un patrón similar a *P. guyanensis*, con la excepción de presentar una curvatura hacia la derecha, en la región apical de la vaina penial. Berthold (1991) describe el sistema reproductor de *Pomacea urcea*, y si bien detalla en sus dibujos el grosor de la vaina penial, similar a *P. guyanensis*, la glándula apical que grafica es un aglomerado, a diferencia de las 2 glándulas apicales presentes en los ejemplares de este trabajo.

Se describe a *Pomacea* aff. *amazonica* por primera vez, la cual tiene como caracteres diagnósticos la disposición de las glándulas de la vaina, el curvamiento de la vaina penial, y el engrosamiento de la próstata. Cazzaniga (1987) señala que existe un carácter para *Pomacea haustum* que es la próstata roma y gruesa, citando a Souza Lopes (1955). Sin embargo esta afirmación es dudosa, ya que la única mención sobre la próstata que realiza Souza Lopes, es que la distancia entre el inicio de la próstata y el doblez paleal es un poco mayor a la distancia entre este doblez y la bolsa del pene. Cabe resaltar que tanto Souza Lopes (1955) como Andrews (1964) y Hylton Scott (1957) realizaron estudios de *Pomacea haustum*, *P. canaliculata* y *P. insularum* respectivamente, las cuales guardan semejanza con los especímenes usados en este trabajo. Estas especies presentan una glándula media

pequeña en comparación con *P. aff. amazonica*. El patrón de glándulas de la vaina es similar al descrito por Hayes *et. al* (2012) para *Pomacea maculata* y *P. canaliculata*. Sin embargo, no se aprecia el curvamiento de la vaina, y tampoco se describe la morfología de la próstata ni la vesícula seminal.

*Pomacea aulanieri* es descrito por primera vez. Sin embargo guarda bastantes similitudes con especies descritas anteriormente. La forma elongada de la vaina del pene guarda similitud con especies del complejo *scalaris*. Los especímenes descritos por Simone (2004) de *Pomacea scalaris*, tienen la vaina del pene alargada, sin presentar la glándula basal descrita por Hylton-Scott (1957) para individuos de la misma especie. En Cowie *et al.* (2006), se muestra una descripción para *Pomacea diffusa*, la cual es similar al *P. scalaris* de Hylton Scott. Los especímenes estudiados aquí se diferencian de los anteriores en la glándula apical que presentan. *Pomacea sordida* descrita por Thiengo (1989), coincide también en la forma elongada del pene, así como la forma de la vesícula seminal. La forma de la concha, la forma discoidal de la próstata, y el patrón de glándulas de la vaina fueron los caracteres para diferenciar a *P. aulanieri*.

El patrón de glándulas de la vaina de *Pomacea* sp. es muy similar al de *P. guyanensis*. Se diferencia en la curvatura de la región posterior de la próstata, así como la forma de la vesícula seminal. Esta especie es también descrita por primera vez.

Las glándulas internas de la vaina penial, podrían ayudar en la sujeción de la propia vaina sobre el manto de la hembra (Andrews, 1964), caso similar al de caracoles de la familia Littoriniidae (Buckland-Nicks & Worthen, 1992). Gamarra Luques *et al.* (2006) señalan que para *Pomacea canaliculata*, la glándula apical se adhiere por encima del poro genital femenino. El hecho de que cada especie posea un patrón de glándulas propio, sugeriría que además de realizar la adhesión, excitaría de algún modo a la hembra, para que ésta pueda dilatar el poro femenino, y así el pene pueda ingresar, siendo una barrera de especificidad. Es necesario hacer estudios poblacionales y ver si es que existen patrones de variación

dentro de la disposición glandular de cada morfoespecie, pudiendo algunos tipos de arreglos glandulares ser más efectivos que otros, al lograr una mayor adhesión en la hembra, y así extendiendo el tiempo de copulación.

Cabe resaltar que por parte de los sistemas reproductores femeninos, no se apreciaron diferencias resaltantes en la glándula de la albumina ni en la morfología del ovario, como afirman Thiengo (1987; 1989; 1993) y Cowie *et al.* (2006). El color diferencial de la glándula de la albumina descrito por Thiengo no se observó debido a la preservación de los animales. Esta cualidad también se ha observado en especies de la familia Strombiidae (Reed, 1996). La única característica que separó a las hembras de *P. aff. amazonica*, de las de los demás morfotipos fue la presencia de un rudimento penial. Comparte así esta característica con individuos de *P. canaliculata*, y proponiéndose que podría ser la acción de alguna hormona de la gónada (Takeda, 2000). Sin embargo, no se explicaría por qué no se presenta en otras especies del género.

Desde que no se aprecian patrones de variación entre las hembras de las especies, la única barrera entre la copulación interespecies sería el tamaño diferencial de los caracoles. El reconocimiento por parte de los machos podría estar ligado a mecanorreceptores de caracteres específicos en la concha o el cuerpo del animal, así como feromonas propias de cada especie (Takeichi *et al.*, 2007), observados en diferentes especies de gasterópodos (Erlandsson & Kostylev, 1995; Moomjian *et al.*, 2003; Cummins *et al.*, 2006)

### 7.2.2 Presión de selección sexual

La vaina penial de los machos, como se observó en este estudio, es el principal carácter que ha permitido diferenciar a las distintas especies presentes. Esto también ha sido constatado en la literatura. Junto al complejo penial, son una de las principales sinapomorfias de la familia Ampullariidae. Además, dentro del comportamiento reproductivo que ha sido descrito para *Pomacea canaliculata* (Burela & Martin, 2009), exhibe patrones

únicos entre los gasterópodos como la alimentación nupcial (Burela & Martin, 2007). La similitud con otras especies animales (Eberhard, 1991) es la presión evolutiva sobre la genitalia de los machos, propia de los animales con fertilización interna. Es esta presión evolutiva la que pudo llevar a la divergencia de genitalia y propiamente a la diferenciación de especies. Esta diferenciación caracteriza a un tipo de selección que es la opción críptica femenina, en la cual la hembra copula con varios machos, y ella es la que, según diversas hipótesis, la que selecciona el espermatozoide del macho que la fecundará (Hosken & Stockley, 2004). Para esto tiene el receptáculo seminal, el cual reserva el espermatozoide de los machos, además de preservarlos por largos periodos de tiempo, y durante éste se elimina el espermatozoide infértil o el depositado mucho tiempo antes. Además, el nombre críptico, proviene de la poca o nula variación de los órganos de copulación femeninos intra e interespecífico, como se ha podido observar en el presente estudio. Esta cualidad es observada en varias estructuras análogas encontradas en diferentes taxa de moluscos (Beese *et al.*, 2006; Westley *et al.*, 2010). Los beneficios que podría obtener la hembra de estas cópulas serían un tipo de protección ante posibles machos infértiles, ser necesarios ante una eyaculación insuficiente, transferencia de nutrientes por parte del macho o tener la ventaja de producir prole genéticamente diferente (Halliday & Arnold, 1987). Es aquí entonces que el macho desarrolle una diversidad de estructuras reproductivas (Hosken *et al.*, 2001) que le ayuden a asegurar tanto el acercamiento, copulación y fertilización. Aun así, muchas de éstas aún son hipótesis de las cuales se necesitan más ejemplos para que tengan un mayor sustento, y los ampuláridos son un buen modelo para estudiar estos patrones evolutivos.

### **7.3 Especies de *Pomacea* descritas**

#### **7.3.1 *Pomacea guyanensis* (Lamarck, 1822)**

En la descripción original de esta especie, la localidad tipo está indicada como “les rivières de la Guyane”, siendo nada detallado para poder ubicarla. Es considerada muchas veces

como sinónimo de *Pomacea urceus* (Cowie & Thiengo, 2003). Pain (1960) denomina a *P. guyanensis* como una subespecie de *P. urceus*, que posiblemente se desarrolló bajo otras condiciones ecológicas. En el presente estudio se consideró a una de las especies como *Pomacea guyanensis*, por la similitud con el sintipo. Pero es necesario descartar con análisis morfológicos y moleculares que estas 2 especies sean ecotipos de una misma especie.

### 7.3.2 *Pomacea aff. amazonica*

La localidad tipo de *P. amazonica* (Reeve, 1856) figura como Río Amazonas en Brasil, que podría haber sido confundido por los muchos nombres que poseía este río, siendo uno de ellos Marañón (Gómez, 2008), así que hay mucha inexactitud en este lugar. En la publicación de Alderson (1925), un espécimen bajo el nombre de *Pomacea haustum* (Figura 4) es muy similar a *P. aff. amazonica*. Los individuos estudiados se asemejan al espécimen de la publicación de Rawlings *et al.* (2007), depositado en el FLMNH con código 184660. Hayes *et al.* (2012) sostienen que *Pomacea amazonica* es un sinónimo de *Pomacea maculata*, por la similaridad que guarda el sintipo con individuos de esa especie, y sostiene que debe haber más investigación en relación a la especie encontrada por Rawlings *et al.* (2007) en Florida. Si bien guarda un poco de similitud con *Pomacea amazonica*, es probable que los caracoles encontrados constituyan una nueva especie. Esto sustentado por la designación de sinónimo de *P. amazonica* para *P. maculata*; y, asimismo, las diferencias en anatomía que existen entre la especie del presente estudio y *P. maculata*.

### 7.3.3 *Pomacea aulanieri* (Deville & Huppé, 1850)

La localidad tipo de esta especie es en la playa del lago Cruz, en las riberas del río Ucayali, y probablemente se refiera a la laguna Cruz Muyuna, cerca de la ciudad de Contamana, en la provincia de Ucayali. Pain (1960) la cita para el río Marañón, cerca de Iquitos, en cochas



dejadas por el río, describiéndola a su vez como local y muy rara. Es probable que esta especie se restrinja a la cuenca del río Amazonas.

#### 7.3.4 *Pomacea* sp.

En las primeras identificaciones del material de estudio de la presente tesis, un morfotipo fue identificado como *Pomacea reyrei* (Cousin, 1887), en base al posible sintipo del MNHN con código 23087, y por su cercanía a la localidad tipo que es Napo. Si bien los especímenes están dentro de las medidas de la concha en la descripción original, la forma elongada, el color del peristoma y la ilustración no corresponden a los especímenes estudiados, ni al posible sintipo (Cowie & Héros, 2012). Es por eso que se propone que estos individuos pertenecen a una especie diferente. Los especímenes proceden del área de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, y de los alrededores de la carretera Iquitos-Nauta.

### 7.4 Distribución geográfica

Exceptuando las zonas de colecta de los mercados, la cercanía de las localidades del material de la Colección Científica a las principales ciudades, como Iquitos o Pucallpa, podría indicar la presencia de cultivos adyacentes. El traslado de los huevos de “churo” para su comercialización (obs. pers.) puede haber llevado a una posible ampliación en la distribución de las especies

Con respecto a *Pomacea* sp., las muestras solo proceden de la Reserva Allpahuayo – Mishana. Esta zona es peculiar, por tener un mosaico edafológico, que varía con suelos de arenas blancas, hasta puramente arcillosos, lo cual es producto de la historia geológica de la región, como el sistema lacustre/estuarino de Pebas (Wesselingh, 2006). Últimamente, se han realizado descubrimientos de nuevas especies de aves y peces en esta área (Alonso &

Whitney, 2001; Romer *et al.*, 2012), y ya se han tomado los planes de manejo en conservación correspondientes (Salo & Pyhälä, 2007). Es probable entonces, que esta especie de *Pomacea* pueda ser endémica para esta zona en particular. Sin embargo es importante recalcar que a pesar de la vasta hidrografía que presenta la Amazonía, son pocos los lugares que se ha visitado, presentando al mapa anterior como una distribución aún preliminar.

### **7.5 El género *Pomacea* en estudios de producción**

En Perú existen diversos trabajos sobre la biología del “churo”, principalmente destinados al rubro de cultivo y producción. El primer estudio centrado en *Pomacea* es de Castillo (1973), quien determinó un 8.12% de proteínas para *Ampullaria canaliculata*. Villacorta (1976) realizó un trabajo de bioecología, en donde usa dos poblaciones de caracoles, identificadas como *Pomacea maculata*. A partir de las descripciones y dibujos de la concha, es posible que los ejemplares del río Itaya y Ullpa Caño se traten de *Pomacea guyanensis* y *Pomacea* aff. *amazonica* respectivamente. Este último trabajo sirve de base para la identificación de la especie como *Pomacea maculata* en posteriores publicaciones (Mayta, 1978; Alcántara & Nakagawa, 1996; Alcántara *et al.*, 1996; Saenz, 2001). Lamentablemente estos trabajos pierden valor al no dejar claro qué especie es (o simple determinación como *Pomacea* sp), ya que sin estudios taxonómicos integrativos no se define con qué se trabaja, y por consiguiente se realizan intentos en vano por reproducir el “churo” para fines productivos, pues cada especie podría requerir un tipo de alimentación y/o ambiente distinto. Por otra parte, para lograr la certificación en lo que se refiere a exportación de moluscos, se requiere una correcta identificación de los animales, ya que es necesario etiquetar los productos llevados al mercado y asegurarle al cliente la especie que consume (Johnsen, 1991). Esto es necesario para llevar una correcta trazabilidad de los alimentos debido a los potenciales problemas de salud que podría haber (Morrissey, 2007). Técnicas de biología molecular han

ayudado en este aspecto (Santacilara *et al.*, 2006; Galimberti *et al.*, 2013), y en Latinoamérica, Chile está realizando estudios de identificación molecular en moluscos (Aguilera-Muñoz *et al.*, 2008).

### **7.6 Comercialización de caracoles**

En los diversos mercados de la Amazonía, los caracoles del género *Pomacea* tienen gran demanda por parte de la población. En la ciudad de Iquitos se ha determinado en el presente estudio, que las especies que se comercializan son *Pomacea* aff. *amazonica* y *P. guyanensis*. Con estos datos es posible rastrear los principales sitios de extracción, y realizar estudios de hábitat de los caracoles. Por otro lado, según las conchas procedentes del Amazonas que estudió Pain (1960), es probable que las formas conculógicas que él determinó puedan ser comercializadas en distintas épocas del año, requiriéndose un muestreo más exhaustivo. La necesidad de formalizar las ventas, hacer un seguimiento de las cosechas en cultivos y poder llegar a exportar este recurso depende mucho de la taxonomía de estos caracoles. Con esta información, se puede realizar charlas informativas, tanto a los acuicultores como a la propia población, para que puedan conocer un recurso tan importante como los “churos”. Con los datos estadísticos procedentes de las cosechas, y clasificados por especies se podrá tener idea de la densidad poblacional, así como poder establecer vedas para la protección del recurso.

### **7.7 Estudios moleculares en *Pomacea***

La invasión a diversos hábitats en Estados Unidos y Asia por parte de los caracoles manzana, ha centrado los estudios en éstos. Se ha tratado de dilucidar qué especies son las que han invadido estas áreas, determinando a *P. haustorium*, *P. canaliculata* y *P. insularum* entre otros (Rawlings *et al.*, 2007). Estudios de diversidad genética se han hecho

para tener una idea de cómo se dieron estas invasiones y cuáles son las poblaciones actualmente existentes (Thaewnon-ngiw *et al.*, 2004; Chuong *et al.*, 2009). Para identificar a los invasores se ha recurrido a las poblaciones nativas de América del Sur, entre las cuales ya se ha secuenciado a una de las especies del presente estudio (*P. guyanensis*). Realizando estudios filogenéticos, se han agrupado 4 clados de ampuláridos del Nuevo Mundo, correspondientes a *Effusa*, *Flagellata*, *Marisa* y *Pomacea* (Hayes *et al.*, 2009b). Sin embargo, debido al deficiente muestreo en Sudamérica y sumado al estado de la taxonomía, los dos últimos clados no son monofiléticos. Se hace un énfasis en la ausencia de especímenes procedentes de Perú en estos estudios (Hayes *et al.*, 2008), tanto actuales como fósiles, y la potencial cantidad de especies que podría haber en la vertiente oriental debido a la diversidad de hábitats. Esta falta de información correspondiente al nivel genético se ve reflejada en muchos taxa de moluscos, y está siendo tomada en cuenta actualmente en algunas familias de gasterópodos de la selva (Ramírez *et al.*, 2012).

## 8. Conclusiones:

- Se han reportado 4 especies para el área de estudio, correspondientes a *Pomacea* aff. *amazonica* (Reeve, 1856), *Pomacea guyanensis* (Lamarck, 1822), *Pomacea aulanieri* (Deville & Huppé, 1850), y *Pomacea* sp. Las dos primeras especies han sido identificadas en diversos estudios de acuicultura en Perú como *Pomacea maculata* (Perry, 1832).
- Las especies son diferenciadas básicamente por los individuos machos en base a las características del sistema reproductor, siendo los órganos determinantes la próstata, vesícula seminal y vaina penial. Los órganos reproductores de las hembras de todos los morfotipos no tuvieron variaciones, lo que nos hace interpretar que pueden estar bajo presión de un tipo de selección sexual llamado opción críptica femenina.
- Se presenta la primera descripción de la morfología de la parte blanda para las especies *Pomacea* aff. *amazonica*, *Pomacea aulanieri* y *Pomacea guyanensis*.
- Se ha determinado una especie nueva, *Pomacea* sp. nov, en base a caracteres conquiológicos y anatómicos. Esta especie estaría restringida a la parte nororiental de la Amazonía. Es posible también, que la especie *Pomacea* aff. *amazonica* constituya una nueva especie.

## 9. Recomendaciones

- La mejor técnica de narcotización para los animales fue con cristales de mentol, ya que se logró un buen nivel de relajación, además de no quitarle la elasticidad al animal, con lo que se evitó el desgarramiento de la parte visceral. Es recomendable también, probar en futuros estudios otros métodos de extracción del animal de la concha, como es el caso del nuki-nuki (Fukuda *et al.*, 2008).
- La toma de parámetros fisicoquímicos y ecológicos durante las colectas puede ser relevante para determinar los hábitats de cada una de las especies, así como determinar posibles variaciones.
- Es necesario realizar este tipo de estudios en moluscos comerciales, para conocer las especies que podrían conformarlos, y realizar seguimientos poblacionales e iniciar programas de conservación.
- Es necesario implementar cultivos tecnificados donde se tenga un debido control de las especies que se utilicen, y aplicar los estándares alimentarios y sanitarios.

## 10. Referencias

- AGUILERA-MUÑOZ, F., V. VALENZUELA-MUÑOZ & C. GALLARDO-ESCÁRATE  
Authentication of commercial Chilean mollusks using ribosomal internal transcribed spacer (ITS) as specie-specific DNA marker. *Gayana (Concepción)*. 2008. 72: 178-187.
- AKTIPIS, S. W., G. GIRIBET, D. R. LINDBERG & W. F. PONDER. Gastropoda: an overview and analysis. En: W. F. Ponder & D. R. Lindberg. *Phylogeny and evolution of the Mollusca*. 2008. University of California Press.
- ALCÁNTARA, B. F. & V. N. NAKAGAWA Cultivo preliminar de "churo", *Pomacea maculata* (Ampullariidae, Gasteropoda, Perry, 1810). *Folia Amazonica*. 1996. 8(2): 29-34.
- ALCÁNTARA, B. F., V. N. NAKAGAWA & E. ZAMORA Características del desove de "churo", *Pomaca maculata*, en ambiente controlado. *Folia Amazonica*. 1996. 8(2): 7-11.
- ALDERSON, E. *Studies in Ampullaria*. Cambridge, W. Heffer & Sons. 1925. xx+102 pp., 19 pls.
- ALLISON, C. P. The Thorny Oyster and the Voice of God: *Spondylus* and *Strombus* in Andean Prehistory. *American Antiquity*. 1974. 39(4): 597-607.
- ALONSO, J. A. & B. M. WHITNEY A new *Zimmerius tyrannulet* (Aves: Tyrannidae) from white-sand forests of Northern Amazonian Peru. *The Wilson Bulletin*. 2001. 113(1): 1-9.
- AMAUDRUT, M. A. La partie antérieure du tube digestif de la torsion chez les mollusques gastéropodes. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie*. 1898. 8(1): 1-291.
- ANDERSON, F. E., A. PILSITS, S. CLUTTS, V. LAPTIKHOVSKY, G. BELLO, E. BALGUERIAS, M. LIPINSKI, C. NIGMATULIN, J. M. F. PEREIRA, U. PIATKOWSKI, J.-P. ROBIN, A. SALMAN & M. G. TASENDE Systematics of *Alloteuthis* (Cephalopoda: Loliginidae) based on molecular and morphometric data. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2008. 364(2): 99-109.

- ANDREWS, E. B. The functional anatomy and histology of the reproductive system of some pilid gastropod molluscs. *Journal of Molluscan Studies*. 1964. 36(2): 121-140.
- ANDREWS, E. B. The functional anatomy of the mantle cavity, kidney and blood system of some pilid gastropods (Prosobranchia). *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1965. 146(1): 70-94.
- ANTHES, N. & N. K. MICHIELS Reproductive morphology, mating behavior, and spawning ecology of cephalaspid sea slugs (Aglajidae and Gastropteridae). *Invertebrate Biology*. 2007. 126(4): 335-365.
- BALTAZAR, P., P. RODRÍGUEZ, W. RIVERA & V. VALDIVIESO Cultivo experimental de *Octopus mimus* Gould, 1852 en el Perú. *Rev. peru. biol.* 2000. 7(2): 151-160.
- BEESE, K., K. BEIER & B. BAUR Bursa tract diverticulum in the hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum* (Stylommatophora: Helicidae): Morphology, function, and evolutionary implications. *Journal of Morphology*. 2006. 267(8): 940-953.
- BERNARD, F. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie*. 1890. 7(9): 89-404.
- BERTHOLD, T. Phylogenetic relationships, adaptations and biogeographic origin of the Ampullariidae (Mollusca, Gastropoda) endemic to Lake Malawi, Africa. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*. 1990. 31-32: 47-84.
- BERTHOLD, T. Vergleichende Anatomie, Phylogenie und Historische Biogeographie der Ampullariidae (Mollusca, Gastropoda). *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*. 1991. 29: 1-256.
- BOUCHET, P. Inventorying the molluscan diversity of the world: what is our rate of progress? *Veliger*. 1997. 40(1): 1-11.
- BOUCHET, P. & E. E. STRONG. Historical name-bearing types in marine molluscs: an impediment to biodiversity studies? En: A. Polaszek. *Systema Naturae 250: the Linnaean ark*. 2010. London, CRC Press.



- BOURGET, S. & K. L. JONES. *The art and archaeology of the Moche: an ancient Andean society of the Peruvian north coast*. Austin, University of Texas Press. 2008. 291 pp.
- BOUVIER, E. L. Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie*. 1887. 7: 1-510.
- BRENNINGER, B., T. P. NEUSSER, K. M. JÖRGER & M. SCHRÖDL Integrating 3D microanatomy and molecules: natural history of the Pacific freshwater slug *Strubellia* Odhner, 1937 (Heterobranchia: Acochlidia), with description of a new species. *Journal of Molluscan Studies*. 2011. 77(4): 351-374.
- BUCKLAND-NICKS, J. & G. T. WORTHEN Functional morphology of the mammiliform penial glands of *Littorina saxatilis* (Gastropoda). *Zoomorphology*. 1992. 112(4): 217-225.
- BURELA, S. & P. R. MARTIN Nuptial feeding in the freshwater snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*. 2007. 49(2): 465-470.
- BURELA, S. & P. R. MARTIN Sequential pathways in the mating behavior of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia*. 2009. 51(1): 157-164.
- CARTER, J. DNA preservation in fluid preserved collections. *SPNHC Newsletter*. 2002. 16: 14-15.
- CARVAJAL-RODRÍGUEZ, A., P. CONDE-PADÍN & E. ROLÁN-ALVAREZ Decomposing shell form into size and shape by geometric-morphometric methods in two sympatric ecotypes of *Littorina saxatilis*. *Journal of Molluscan Studies*. 2005. 71(4): 313-318.
- CASTILLO, G. Algunos aspectos ecológicos y bromatológicos de *Ampullaria canaliculata* d'Orbigny del Lago Sauce (San Martín). Tesis para optar el grado de Bachiller en Ciencias. Universidad Nacional de Trujillo. *Facultad de Ciencias Biológicas*. 29 p. Peru, 1973.
- CAZZANIGA, N. Old species and new concepts in the taxonomy of *Pomacea* (Gastropoda: Ampullariidae). *Biocell*. 2002. 26(1): 71.

- CAZZANIGA, N. J. *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1801) en Catamarca (Argentina) y un comentario sobre *Ampullaria catamarcensis* Sowerby, 1874 (Gastropoda, Ampullariidae). *Iheringia Serie Zoologia*. 1987. 43-68.
- CHUONG, T. T., A. H. KENNETH & R. H. COWIE Lack Of Mitochondrial Dna Diversity In Invasive Apple Snails (Ampullariidae) In Hawaii. *Malacologia*. 2009. 50(1): 351-357.
- COUSIN, A. Faune malacologique de la République d l'Équateur. *Bulletin de la Société Zoologique de France*. 1887. 12: 187-287, pl. 184.
- COWIE, R. H. Case 2996. *Pila* Roding, 1798 and *Pomacea* Perry, 1810 (Mollusca, Gastropoda): proposed placement on the Official List, and Ampullariidae Gray, 1824: proposed confirmation as the nomenclaturally valid synonym of Pilidae Preston, 1915. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 1997. 54(2): 83-88.
- COWIE, R. Apple snails (Ampullariidae) as agricultural pests: their biology, impacts and management. En: G. Barker. *Molluscs as crop pests*. 2002. Wallingford, CABI Publishing.
- COWIE, R. H., K. A. HAYES & S. C. THIENGO. What are apple snails? Confused taxonomy and some preliminary resolution. *Global advances in ecology and management of golden apple snails*. R. C. Joshi & L. S. Sebastian. 2006. Nueva Ecija, Philippine Rice Research Institute: 3-23.
- COWIE, R. H. & V. HÉROS Annotated catalogue of the types of Ampullariidae (Mollusca, Gastropoda) in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, with lectotype designations. *Zoosystema*. 2012. 34(4): 793-824.
- COWIE, R. H. & S. C. THIENGO The apple snails of the Americas (Mollusca: Gastropoda: Ampullariidae: *Asolene*, *Felipponea*, *Marisa*, *Pomacea*, *Pomella*): a nomenclatural and type catalog. *Malacologia*. 2003. 45(1): 41-100.
- CRUZ, R. A. L., M. J. R. PANTE & F. J. ROHLF Geometric morphometric analysis of shell shape variation in *Conus* (Gastropoda: Conidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2012. 165(2): 296-310.

- CUMMINS, S. F., A. E. NICHOLS, C. H. SCHEIN & G. T. NAGLE Newly identified water-borne protein pheromones interact with attractin to stimulate mate attraction in *Aplysia*. *Peptides*. 2006. 27(3): 597-606.
- CUVIER, G. *Memoires pour servir a l'histoire naturelle et a l'anatomie des mollusques*. Paris. 1817. pp. 1-54.
- DARRIGRAN, G., C. DAMBORENEA & A. TAMBUSI *Pomacea canaliculata* (Mollusca, Gastropoda) in Patagonia: potential role of climatic change in its dispersion and settlement. *Brazilian Journal of Biology*. 2011. 71: 8-13.
- DAVIS, G. M., M. MCKEE & G. LOPEZ The Identity of *Hydrobia truncata* (Gastropoda: Hydrobiinae): Comparative Anatomy, Molecular Genetics, Ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1989. 141: 333-359.
- DEL SOLAR, E. Colapso de Pesquerías en el Perú Antiguo. *Boletín de Lima*. 1981. 11: 51-56.
- DEVILLE, E. & L. H. HUPPÉ Description de quelques coquilles nouvelles provenant de l'expédition de M. de Castelnau. *Appliquée, Revue et Magasin de Zoologie pure et*. 1850. 2(2): 638-644.
- EBERHARD, W. G. Copulatory Courtship and Cryptic Female Choice in Insects. *Biological Reviews*. 1991. 66(1): 1-31.
- ELGER, A., N. J. WILLBY & M. CABELLO-MARTINEZ Invertebrate grazing during the regenerative phase affects the ultimate structure of macrophyte communities. *Freshwater Biology*. 2009. 54(6): 1246-1255.
- EMERY, K. F. Aprovechamiento de la fauna en Piedras Negras: dieta, ritual y artesanía del periodo Clásico maya. *Mayab*. 2007. (19): 51-69.
- ERLANDSSON, J. & V. KOSTYLEV Trail following, speed and fractal dimension of movement in a marine prosobranch, *Littorina littorea*, during a mating and a non-mating season. *Marine Biology*. 1995. 122(1): 87-94.
- ESRI. ArcGIS Desktop. Release 10. Redlands, CA. 2011.

- ESTEBENET, A. & P. MARTÍN *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): life-history traits and their plasticity. *Biocell*. 2002. 26(1): 83.
- ESTEBENET, A., P. MARTÍN & B. SILVANA Conchological variation in *Pomacea canaliculata* and other South American Ampullariidae (Caenogastropoda, Architaenioglossa). *Biocell*. 2006. 30: 329-335.
- ESTEBENET, A. L. & P. R. MARTIN Shell interpopulation variation and its origin in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae) from Southern Pampas, Argentina. *Journal of Molluscan Studies*. 2003. 69(4): 301-310.
- FUKUDA, H., T. HAGA & Y. TATARA Niku-nuki: a useful method for anatomical and DNA studies on shell-bearing molluscs. *Zoosymposia*. 2008. 1: 15-38.
- FUKUDA, H., W. F. PONDER & B. A. MARSHALL Anatomy and relationships of *Suterilla Thiele* (Caenogastropoda: Assimineidae) with descriptions of four new species. *Molluscan Research*. 2006. 26(3): 141-168.
- GALIMBERTI, A., F. DE MATTIA, A. LOSA, I. BRUNI, S. FEDERICI, M. CASIRAGHI, S. MARTELLOS & M. LABRA DNA barcoding as a new tool for food traceability. *Food Research International*. 2013. 50(1): 55-63.
- GALLO, G. El Caracol: cría y explotación. Madrid. Mundi. 2003. 147 p.
- GAMARRA-LUQUES, C., B. C. WINIK, I. A. VEGA, E. A. ALBRECHT, N. M. CATALAN & A. CASTRO-VAZQUEZ An integrative view to structure, function, ontogeny and phylogenetical significance of the male genital system in *Pomacea canaliculata* (Caenogastropoda, Ampullariidae). *Biocell*. 2006. 30(2): 345-357.
- GEIGER, D. L., B. A. MARSHALL, W. F. PONDER, T. SASAKI & A. WAREN Techniques for collecting, handling, preparing, storing and examining small molluscan specimens. *Molluscan Research*. 2007. 27(1): 1-45.
- GLAUBRECHT, M. & T. VON RINTELEN From Poe to Ponder...and Lindberg: Introduction to the Symposium "Molluscs as Models in Evolutionary Biology"\*. *American Malacological Bulletin*. 2009. 27(1-2): 1-2.

- GÓMEZ, L. The Philosopher-Traveler: The Secularization of Knowledge in Spanish America and Brazil. *A Companion to Latin American Literature and Culture*. 2008, Blackwell Publishing Ltd: 247-261.
- GORRITI-MANCHEGO, M. Moluscos Marinos: *Spondylus*, *Strombus* y *Conus*: Su significado en las sociedades andinas. *Boletín del Museo de Arqueología y Antropología de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos*. 2000. 10-21.
- GUTIÉRREZ, J. L., C. G. JONES, D. L. STRAYER & O. O. IRIBARNE Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*. 2003. 101(1): 79-90.
- HAAS, F. Remarks and descriptions of South American non-marine shells. *Fieldiana Zoology*. 1951. 31: 503-545.
- HALLIDAY, T. & S. J. ARNOLD Multiple mating by females: a perspective from quantitative genetics. *Animal Behaviour*. 1987. 35(3): 939-941.
- HASZPRUNAR, G. & K. SCHAEFER Anatomy and Phylogenetic Significance of *Micropilina arntzi* (Mollusca, Monoplacophora, Micropilinidae Fam. Nov.). *Acta Zoologica*. 1996. 77(4): 315-334.
- HAYES, K., R. JOSHI, S. THIENGO & R. COWIE Out of South America: multiple origins of non-native apple snails in Asia. *Diversity and Distributions*. 2008. 14(4): 701-712.
- HAYES, K. A., R. H. COWIE, A. JØRGENSEN, R. SCHULTHEIß, C. ALBRECHT & S. C. THIENGO Molluscan Models in Evolutionary Biology: Apple Snails (Gastropoda: Ampullariidae) as a System for Addressing Fundamental Questions\*. *American Malacological Bulletin*. 2009a. 27(1-2): 47-58.
- HAYES, K. A., R. H. COWIE & S. C. THIENGO A global phylogeny of apple snails: Gondwanan origin, generic relationships, and the influence of outgroup choice (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009b. 98(1): 61-76.
- HAYES, K. A., R. H. COWIE, S. C. THIENGO & E. E. STRONG Comparing apples with apples: clarifying the identities of two highly invasive Neotropical Ampullariidae

- (Caenogastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2012. 166(4): 723-753.
- HOSKEN, D. J., T. W. J. GARNER & P. I. WARD Sexual conflict selects for male and female reproductive characters. *Current Biology*. 2001. 11(7): 489-493.
- HOSKEN, D. J. & P. STOCKLEY Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 2004. 19(2): 87-93.
- HYLTON-SCOTT, M. I. Estudio morfológico y taxonómico de los Ampuláridos de la República Argentina. *Revista del Museo Argentino de las Ciencias Naturales Zool*. 1957. 3: 233-333.
- IBM. IBM SPSS Statistics for Windows. Version 20.0. Armonk, NY.2011.
- JOHNSEN, P. B. Aquaculture product quality issues: market position opportunities under mandatory seafood inspection regulations. *Journal of Animal Science*. 1991. 69(10): 4209-4215.
- JORDAENS, K., S. V. DONGEN, P. V. RIEL, S. GEENEN, R. O. N. VERHAGEN & T. BACKELJAU Multivariate morphometrics of soft body parts in terrestrial slugs: comparison between two datasets, error assessment and taxonomic implications. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2002. 75(4): 533-542.
- KLINGENBERG, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 2011. 11(2): 353-357.
- KOBELT, W. Die Gattung Ampullaria: Neue Folge. En: H. C. Kuster & W. Kobelt. *Systematisches Conchylien Cabinet von Martini und Chemnitz. Neue Folge*. 1915. Verlag von Bauer & Raspe (Emil Küster).
- KOMALAMISRA, C., S. NUAMTANONG & P. DEKUMYOY *Pila ampullacea* and *Pomacea canaliculata*, as new paratenic hosts of *Gnathostoma spinigerum*. *Southeast Asian J Trop Med Public Health*. 2009. 40(2): 243-246.
- KOOL, S. P. Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda: Muricidae). *Malacologia*. 1993. 35(2): 155-259.

- LAMARCK, J. B. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres... Tome sixième. 2me partie.*  
Paris, L'auteur. 1822.
- LIMA MELO, L. E., R. A. COLER, T. WATANABE & J. F. BATALLA Developing the  
gastropod *Pomacea lineata* (Spix, 1827) as a toxicity test organism. *Hydrobiologia*.  
2000. 429(1): 73-78.
- LOBO-DA-CUNHA, A., E. OLIVEIRA, Â. ALVES, R. COELHO & G. CALADO Light and  
electron microscopic study of the anterior oesophagus of *Bulla striata* (Mollusca,  
Opisthobranchia). *Acta Zoologica*. 2010. 91(2): 125-138.
- LÓPEZ, M., C. ALTABA, K. ANDREE & V. LÓPEZ First invasion of the apple snail  
*Pomacea insularum* in Europe. *Tentacle*. 2010. 18: 26-28.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS & M. DE POORTER. *100 of the World's Worst  
Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database.*  
Auckland, The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the  
Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). 2000.
- MANN, C. C. Earthmovers of the Amazon. *Science*. 2000. 287(5454): 786-789.
- MARTIN, S. M. & L. H. L. NEGRETE Radular ultrastructure of South American  
Ampullariidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Brazilian Journal of Biology*. 2007.  
67(4): 721-726.
- MAYTA, R. Estudio sobre la biología del "churo" (*Pomacea maculata* Perry, Gastropoda:  
Ampullariidae) en el laboratorio. *Anales Científicos UNA*. 1978. 16(1/4): 11-14.
- MCCRAW, B. M. Relaxation of Snails before Fixation. *Nature*. 1958. 181(4608): 575-575.
- MERMOD, G. Les types de la collection Lamarck au Muséum de Genève. Mollusques  
vivants, III. *Revue Suisse de Zoologie*. 1952. 59(2): 23-97.
- MONTEIRO, L. R. & S. F. D. REIS. *Princípios de Morfometria Geométrica*. Ribeirão Preto,  
Holos. 1999. 198 p.
- MONTFORT, D. P. *Conchyliologie systématique et classification méthodique des coquilles:  
offrant leur figures, leur arrangement générique, leur description caractéristiques,  
leur noms; ainsi que leur synonymie en plusieurs langues*. Paris, F. Schoell, 2. 1810.

- MOOMJIAN, L., S. NYSTROM & D. RITTSCHOF Behavioral responses of sexually active mud snails: kairimones and pheromones. *Journal of Chemical Ecology*. 2003. 29(2): 497-501.
- MORRISSEY, M. T. Traceability Revisited. *Journal of Aquatic Food Product Technology*. 2007. 16(2): 1-3.
- NAYLOR, R. Invasions in Agriculture: Assessing the Cost of the Golden Apple Snail in Asia. *Ambio*. 1996. 25(7): 443-448.
- PAIN, T. A new species of *Pomacea* (*Limnopomus*) from Venezuela. *Journal of Conchology London*. 1950a. 23: pp. 109-111.
- PAIN, T. *Pomacea* (Ampullariidae) of British Guiana. *Proc. Malac. Soc., London*. 1950b. 28: pp. 68-74.
- PAIN, T. Notes on the *Pomacea* of Surinam, with special reference to *Ampullaria sowerbyi* Vernhout. *Basteria Lisse*. 1952. 16(1-2): 30-32.
- PAIN, T. On a collection of *Pomacea* from Colombia, with description of a new subspecimen. *Journal of Conchology London*. 1956. 24(3): 73-79.
- PAIN, T. *Pomacea* (Ampullariidae) of the Amazon river system. *Journal of Conchology*. 1960. 24: 421-432.
- PAIN, T. The *Pomacea flagellata* complex in Central America. *Journal of Conchology London*. 1964. 25: 224-231.
- PAIN, T. The Ampullariidae, an historical survey. *Journal of Conchology*. 1972. 27(7): 453-462.
- PERRIER, R. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des gastéropodes. Prosobranchiata. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie et Biologie Animale*. 1889. 8: 61-192.
- PERRY, G. *Arcana; or the Museum of Natural History: containing the most recent discovered objects*. London, James Stratford. 1810-11. 84 pls. with unnumbered text



- PHILIPPI, R. Die Gattung Ampullaria. In Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. En. *Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini und Chemnitz. Neu herausgegeben und vervollständigt*. 1851-52. Nurnberg, Bauer & Raspe.
- PILLSBURY, J. The Thorny Oyster and the Origins of Empire: Implications of Recently Uncovered *Spondylus* Imagery from Chan Chan, Peru. *Latin American Antiquity*. 1996. 7(4): 313-340.
- PONDER, W., D. J. COLGAN, J. M. HEALY, A. NÜTZEL, L. R. SIMONE & E. E. STRONG. Caenogastropoda. En: W. Ponder & D. Lindberg. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. 2008. University of California Press.
- PONDER, W. F. & D. R. LINDBERG Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1997. 119(2): 83-265.
- PRESTON, H. B. New non-marine Mollusca from Peru and Argentina. *Annals and Magazine of Natural History*. 1914. 13(77): 522-528.
- RAMÍREZ, R. A generic analysis of the family Systrophiidae (Mollusca: Gastropoda): Taxonomy, Phylogeny and Biogeography Master of Arts. University of Kansas. *Department of Systematics and Ecology*. Lawrence, 1993.
- RAMÍREZ, R., V. BORDA, P. ROMERO, J. RAMIREZ, C. CONGRAINS, J. CHIRINOS, P. RAMÍREZ, L. E. VELÁSQUEZ & K. MEJÍA Biodiversidad y endemismo de los caracoles terrestres *Megalobulimus* y *Systrophia* en la Amazonía occidental. *Revista Peruana de Biología*. 2012. 19(1): 059-074.
- RAMIREZ, R., C. PAREDES & J. ARENAS Moluscos del Perú. *Revista de Biología Tropical*. 2003. 51: 225-284.
- RAVINES, R. Alimentos Indigenas: Los Churos. *Boletín de Lima*. 1991. 76: 25-28.
- RAWLINGS, T. A., K. A. HAYES, R. H. COWIE & T. M. COLLINS The identity, distribution, and impacts of non-native apple snails in the continental United States. *BMC Evol Biol*. 2007. 7: 97.

- REED, S. E. Reproductive anatomy and biology of the genus *Strombus* in the Caribbean: I. Females. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. 1996. 44: 413-426.
- REEVE, L. A. Monograph of the genus *Ampullaria*. *Conchologia Iconica: or, illustrations of the shells of molluscous animals*. Vol. X.1856. London, Lovell Reeve: Pls. 1-28.
- RODRÍGUEZ, J. & C. MORA Estadística informática: casos y ejemplos con el SPSS. *Publicaciones Universidad de Alicante, España*. 2001.
- ROHLF, F. J. tpsDig, version 2.16. Stony Brook, NY.2010.
- ROHLF, F. J. & D. SLICE Extensions of the Procrustes method for the optimal superposition of landmarks. *Systematic Zoology*. 1990. 39(1): 40-59.
- ROMER, U., J. BENINDE, F. DUPONCHELLE, A. V. DIAZ, H. ORTEGA, I. HAHN, D. P. SOARES, C. D. CACHAY, C. R. G. DAVILA, S. S. CORNEJO & J.-F. RENNO Description of *Apistogramma allpahuayo* sp. n., a new dwarf cichlid species (Teleostei : Perciformes : Geophaginae) from in and around the Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Peru. *Vertebrate Zoology*. 2012. 62(2): 189-212.
- RUTHENSTEINER, B., V. SCHRÖPEL & G. HASZPRUNAR Anatomy and affinities of *Micropilina minuta* Warén, 1989 (Monoplacophora: Micropilinidae). *Journal of Molluscan Studies*. 2010. 76(4): 323-332.
- SACHWATKIN, V. Das urogenital-system von *Ampullaria gigas* Spix. *Act. Zool. Stockholm*. 1920. 1920: (67-130).
- SAENZ, O. C. Dietas de Origen Vegetal y Composición Corporal del "Churo" *Pomacea* sp. en Iquitos-Perú. Tesis para optar el título profesional de Biólogo. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. Programa Académico de Biomédicas. *Facultad de Ciencias Biológicas*. Iquitos, 2001.
- SALO, M. & A. PYHÄLÄ Exploring the gap between conservation science and protected area establishment in the Allpahuayo-Mishana National Reserve (Peruvian Amazonia). *Environmental Conservation*. 2007. 34(01): 23-32.

- SANTACLARA, F. J., M. ESPÍÑEIRA, A. G. CABADO, A. ALDASORO, N. GONZALEZ-LAVÍN & J. M. VIEITES Development of a Method for the Genetic Identification of Mussel Species Belonging to *Mytilus*, *Perna*, *Aulacomya*, and Other Genera. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2006. 54(22): 8461-8470.
- SCHAEFER, K. & G. HASZPRUNAR Anatomy of *Laevipilina antarctica*, a Monoplacophoran Limpet (Mollusca) from Antarctic Waters. *Acta Zoologica*. 1996. 77(4): 295-314.
- SIMONE, L. Comparative morphology and phylogeny of representatives of the superfamilies of Architaenioglossans and the Annulariidae (Mollusca, Caenogastropoda). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*. 2004. 62: 387-504.
- SIMONE, L. R. L. Phylogenetic analyses of Cerithioidea (Mollusca, Caenogastropoda) based on comparative morphology. *Arquivos de Zoologia*. 2001. 36: 147-263.
- SIMONE, L. R. L. Comparative morphological study of representatives of the three families of Stromboidea and the Xenophoroidea (Mollusca, Caenogastropoda), with an assessment of their phylogeny. *Arquivos de Zoologia*. 2005. 37: 141-267.
- SIMONE, L. R. L. Morphological and phylogenetic study of the Western Atlantic *Crepidula plana* complex (Caenogastropoda, Calyptraeidae), with description of three new species from Brazil. *Zootaxa*. 2006. 1112: 3-64.
- SOUZA LOPES, H. Sobre duas especies do gênero *Pomacea* (Perry, 1810) com um estudo da genitália em ambos os sexos (Mesogastropoda, Architaenioglossa, Mollusca). *Revista Brasileira de Biologia*. 1955. 15(2): 203-210.
- STRONG, E. E. Refining molluscan characters: morphology, character coding and a phylogeny of the Caenogastropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2003. 137(4): 447-554.
- STRONG, E. E. & M. GLAUBRECHT Anatomy and systematics of the minute synnolopsine gastropods from Lake Tanganyika (Caenogastropoda, Cerithioidea, Paludomidae). *Acta Zoologica*. 2008. 89(4): 289-310.

- STURM, C. F., R. MAYHEW & B. R. BALES. Field and laboratory methods in malacology. En: C. F. Sturm, T. A. Pearce & A. Valdes. *The mollusks: a guide to their study, collection, and preservation*. 2006. Pittsburgh, American Malacological Society.
- TAKEDA, N. Development of a penis from the vestigial penis in the female apple snail, *Pomacea canaliculata*. *Biol Bull*. 2000. 199(3): 316-320.
- TAKEICHI, M., Y. HIRAI & Y. YUSA. A water-borne sex pheromone and trail following in the apple snail, *Pomacea canaliculata*. *Journal of Molluscan Studies*. 2007. 73(3): 275-278.
- TELLO, M. S. & P. PADILLA. Cultivo y Procesamiento del Churo. 2000. Iquitos, Perú, Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Programa de Ecosistemas Acuáticos 54 pp.
- TESANA, S., T. SRISAWANGWONG, P. SITHITHAWORN & T. LAHA. *Angiostrongylus cantonensis*: Experimental study on the susceptibility of apple snails, *Pomacea canaliculata* compared to *Pila polita*. *Experimental Parasitology*. 2008. 118(4): 531-535.
- THAEWNON-NGIW, B., S. KLINBUNGA, K. PHANWICHEN, N. SANGDUEN, N. LAUHACHINDA & P. MENASVETA. Genetic diversity and molecular markers in introduced and Thai native apple snails (*Pomacea* and *Pila*). *J Biochem Mol Biol*. 2004. 37(4): 493-502.
- THIENGO, S. Observations on the morphology of *Pomacea lineata* (Spix, 1827)(Mollusca, Ampullariidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 1987. 82: 563-570.
- THIENGO, S. C. On *Pomacea sordida* (Swainson, 1823) (Prosobranchia, Ampullariidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 1989. 84: 351-355.
- THIENGO, S. C., C. E. BORDA & J. L. B. ARAÚJO. On *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822) (Mollusca; Pilidae: Ampullariidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 1993. 88: 67-71.
- THIENGO, S. C., K. A. HAYES, A. C. MATTOS, M. A. FERNANDEZ & R. H. COWIE. A família Ampullariidae no Brasil: aspectos morfológicos, biológicos e taxonômicos. En:

- M. A. Fernandez, S. B. dos Santos, A. D. Pimenta & S. C. Thiengo. *Tópicos em Malacologia. Ecos do XIX Encontro Brasileiro de Malacologia*. 2011. Rio de Janeiro., Sociedade Brasileiro de Malacologia.
- TILLIER, S. Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane Française. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Nouvelle Série. Série A, Zoologie*. 1980. 118: 1-189.
- TORRES, M. A. J., R. C. JOSHI, L. S. SEBASTIAN & C. G. DEMAYO Geographic phenetic variation in the golden apple snail, *Pomacea canaliculata* (Ampullariidae) based on geometric approaches to morphometrics. *AES Bioflux*. 2011. 3(3): 243-258.
- VAUGHN, C. C. & C. C. HAKENKAMP The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*. 2001. 46(11): 1431-1446.
- VERA RIVAS PLATA, J. Breve Historia de la Acuicultura y su Organizacion en el Perú. M. Pedini Fernando-Criado. Informes nacionales sobre el desarrollo de la acuicultura en América Latina. 1984, FAO.138 pp.
- VERMEIJ, G. J. Characters in Context: Molluscan Shells and the Forces That Mold Them. *Paleobiology*. 2002. 28(1): 41-54.
- VERMEIJ, G. J. & S. J. CARLSON The Muricid Gastropod Subfamily Rapaninae: Phylogeny and Ecological History. *Paleobiology*. 2000. 26(1): 19-46.
- VILLACORTA, M. A. Algunas Consideraciones Bio-Ecológicas del "churo", *Pomacea maculata*, Perry. Tesis para optar el título profesional de Biólogo. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. Programa Académico de Biomédicas. *Facultad de Ciencias Biológicas*. Iquitos, 1976.
- WESSELINGH, F. P. Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusc radiations, with implications for landscape evolution in western Amazonia. *Scripta Geologica*. 2006. 133: 1-17.
- WESTLEY, C. B., M. C. LEWIS & K. BENKENDORFF Histomorphology of the female pallial gonoduct in *Dicathais orbita* (Neogastropoda, Muricidae): sperm passage,

- fertilization, and sperm storage potential. *Invertebrate Biology*. 2010. 129(2): 138-150.
- WILKE, T., M. PFENNINGER & G. M. DAVIS Anatomical variation in cryptic mudsnail species: Statistical discrimination and evolutionary significance. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 2002. 152(1): 45-66.
- WRIGHT, L. E. Identifying immigrants to Tikal, Guatemala: Defining local variability in strontium isotope ratios of human tooth enamel. *Journal of Archaeological Science*. 2005. 32(4): 555-566.
- YOUENS, A. K. & R. L. BURKS Comparing applesnails with oranges: the need to standardize measuring techniques when studying *Pomacea*. *Aquatic Ecology*. 2008. 42(4): 679-684.
- ZELDITCH, M. L., D. L. SWIDERSKI, H. D. SHEETS & W. L. FINK. Morphometrics and systematics. *Geometric Morphometrics for Biologists*. 2004. San Diego, Academic Press: 363-381.